Studien über das Endosperm einiger Gramineen.

Von Dr. **Eduard Tangl,**
k. k. Professor an der Universität Czernowitz.

(Mit 4 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 2. Juli 1885.)

Bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse von den feineren Structurverhältnissen vegetabilischer Zellmembranen, durch welche die offene Communication zwischen benachbarten Gewebezellen zu Stande kommt, darf es wohl mit Rücksicht auf die grosse Tragweite, die den bisherigen Erfahrungen auf diesem Gebiete zugestanden werden muss, nicht als ganz überflüssig angesehen werden, den bereits vorhandenen Beobachtungsdaten noch neue hinzuzufügen[1]. In dieser Absicht wurde die vorliegende Untersuchung unternommen, welche sich auf das Endosperm von *Secale cereale*, *Triticum vulgare*, *Avena sativa*, *Zea Mays* und *Hordeum vulgare* erstreckt. Dass in der Ausführung dieses Beitrages auch auf die sonstige Beschaffenheit der Membranen Rücksicht genommen und zugleich versucht wurde, die gewonnenen anatomischen Ergebnisse als Ausgangspunkte für einige physiologische, die Aufsaugung des Endosperms bei der Keimung betreffende Betrachtungen zu verwerthen, ergibt sich wohl aus der Natur des behandelten Gegenstandes. Zur Schilderung der

---

[1] Eine übersichtliche Darstellung der einschlägigen Literatur wurde neuerdings von Klebs (Botan. Zeit. 1884, Nr. 28) und Fisch (Biologisches Centralblatt, 1884, p. 545) gegeben. Bezüglich der historischen Seite des Gegenstandes verweise ich noch auf Russow's Schrift: „Über den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarten Zellen." (Sitzungsber. der Dorpater Naturforscher-Gesellschaft, September 1883) und Wiesner's Elemente der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, II. Aufl. Wien 1885, p. 24 und 287.

betreffenden Structurverhältnisse bediene ich mich mit einigen ganz unwesentlichen Modificationen der von Strasburger[1] eingeführten Terminologie.

I. Die Membranen der Aleuron- und Stärkezellen ruhender Früchte.

1. *Secale cereale.*

Auf Querschnitten durch das Endosperm markiren sich nach dem Aufquellen im Wasser die äusseren Grenzen der Aleuronzellen als feine, nach aussen convex gekrümmte Linien. Zwischen diesen und der inneren Grenze des von der äussersten Zellschicht des Nucellus gebildeten Theiles der Frucht- resp. Samenschale, befindet sich eine aus hyaliner, in Kali stark quellbarer Substanz bestehende Zone. In letzterer können auch nach andauernder Quellung in Kali Zellgrenzen nicht sichtbar gemacht werden. Im Folgenden soll diese gegen Jod und Schwefelsäure sich ganz indifferent verhaltende Schicht, um nichts bezüglich der Herkunft derselben zu präjudiciren, als „Zwischenmasse" bezeichnet werden (Fig. 1 *z*).

Die von den primären Membranen gebildeten seitlichen Grenzen der Aleuronzellen markiren sich als feine, helle Linien. Sie werden an in Wasser liegenden Präparaten erst nach längerer Einwirkung desselben in ihrer ganzen Ausdehnung sichtbar; anfänglich treten sie nur dort hervor, wo die Verdickung der Seitenwände in diejenige der Aussenwände übergeht. An der Innenwand der Aleuronzellen wird die primäre Membran als Grenzlinie zwischen diesen und den äussersten Stärkezellen, bei der Untersuchung in Wasser, nur an sehr dünnen Schnitten, und nach längerer Einwirkung desselben sichtbar.

In der nach innen von einem stärker lichtbrechenden Grenzhäutchen abgeschlossenen Verdickungsmasse treten Lamellen auch nach andauernder Quellung in Wasser nicht hervor. Hier und da lassen die Scheidewände solcher Präparate Andeutungen einer sehr zarten Streifung erkennen (Fig. 1). Mit Jod und

[1] Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, Jena 1882.

Schwefelsäure lässt sich an der Verdickungsmasse der Aleuronzellen sehr leicht die Blaufärbung erzielen; gegen Chlorzinkjod verhält sich dieselbe jedoch ganz indifferent.

Bei der Behandlung mit Kali wird gleich beim Beginn der stärkeren Quellung in der den Aussen- und Innenwänden angehörenden Verdickungsmasse der Aleuronzellen ein lamellöser Bau sichtbar. Die Lamellen greifen anfänglich nur eine ganz kurze Strecke auf die Scheidewände über, in deren mittleren Abschnitten jetzt ein System untereinander paralleler, jene in ihrer ganzen Dicke durchziehender Streifen in schärfster Ausprägung sichtbar wird. Bei andauernder Quellung vergrössert sich die Höhe der Scheidewände, wobei die den beiden in Lamellen differenzirten Randzonen der Scheidewände genäherten Streifen eine bogenförmige Krümmung annehmen (Fig. 2). Die das Streifensystem durchziehende feine Linie entspricht, wie aus den an Querschnitten der Aleuronzellen zu beobachtenden Quellungserscheinungen hervorgeht, der Mittellamelle der hier befindlichen primären Membran. Ihre resistenteren Aussen- und Innentheile markiren sich als zwei stärker lichtbrechende Keile, zwischen deren einander zugekehrten schmalen Kanten das ganze System von Streifen ausgebreitet erscheint. An den Innenwänden treten bei Behandlung mit Kali ausser den Lamellen, fast gleichzeitig auch noch diese durchziehende, nur sehr kurze Zeit sichtbar bleibende Streifen hervor. In günstigen Fällen lassen sich letztere in die den angrenzenden Stärkezellen angehörenden Verdickungen verfolgen. Nach längerer Quellung in Kali erscheint die Verdickungsmasse der Membran im ganzen Umkreis des Lumens in Lamellen differenzirt, die an den Aussenwänden gegen einander schärfer als auf den übrigen Punkten ihres Verlaufes abgesetzt erscheinen. Der anfänglich nur gestreifte Abschnitt der Scheidewände zeigt nach dem Hervortreten der Lamellen ein areolirtes Aussehen. In nicht zu stark gequollenen Membranen präsentiren sich die Streifen als letztere in ihrer ganzen Dicke durchsetzende Fäden. Bei nicht zu rasch verlaufender Quellung ist es leicht zu constatiren, dass die Länge der Streifen, entsprechend den zu Stande kommenden Dimensionsänderungen der betreffenden Membranpartien, bis zu einem gewissen Grade zunimmt, so dass die von Lumen

zu Lumen reichende Continuität der Streifen auf noch späteren Stadien der Quellung nicht unterbrochen erscheint. Mit Überschreitung eines nicht näher bestimmbaren Quellungsgrades befinden sich die Enden der Streifen in wechselnder Entfernung vom Grenzhäutchen. Da beim Eintritt dieses Zustandes eine Verkürzung der Streifen nicht stattfindet, so kann dieses Verhalten nur durch das Hinweggleiten der aufquellenden Verdickungsmasse über die Streifen bedingt sein. Zustände dieser Art bieten sich bei andauernder Quellung zunächst am äusseren und inneren Rand der gestreiften Zone der Scheidewände der Beobachtung dar. Später erfolgt allerdings eine Auflösung der Streifen, die, wie der Augenschein lehrt, von beiden Enden derselben nach der Mitte hin fortschreitet. In Verkürzung begriffene Streifen erscheinen nicht hyalin, sondern aus körniger Masse gebildet. Die Aleuron- und Stärkezellen gemeinsamen Streifensysteme besitzen eine auffallend geringere Resistenz gegen die Einwirkung gegen Kali, als diejenigen in den Scheidewänden der Aleuronzellen; erstere sind oft bereits auf einem Quellungsstadium verschwunden, auf dem die deutlichere Differenzirung letzterer eben erst beginnt. Bei andauernder Einwirkung von Kali nimmt die lamellöse Verdickungsmasse allmälig eine homogene Beschaffenheit an. Die Verquellung der Lamellen erfolgt zunächst an den Innen- und Seitenwänden, am spätesten an den Aussenwänden. Die in Kali quellende Verdickungsmasse erscheint nach innen von dem unter diesen Verhältnissen besonders scharf hervortretenden Grenzhäutchen abgeschlossen. Letzteres widersteht länger als alle übrigen Membranpartien der Einwirkung des angewandten Quellungsmittels. Dieselbe Resistenz zeigt das Grenzhäutchen auch in seinem Verhalten gegen concentrirte Chromsäure, durch welche die übrige Verdickungsmasse rasch weggelöst wird.[1]

In mit Kali behandelten Präparaten wird die Mittellamelle der primären Membranen im inneren ungestreiften Abschnitt der

---

[1] Die grössere Resistenz der als Grenzhäutchen die Verdickungsmasse der Membranen nach dem Lumen zu abschliessenden Lamellen gegen Chromsäure wurde von Wiesner bereits 1864 angegeben. Vergl. Sitzungsb. d. math.-naturw. Classe der kais. Akademie der Wiss. in Wien, Band XLIX, II. Abtheilung, pag. 77.

Scheidewände und zwischen den Verdickungen der Innenwände benachbarter Aleuronzellen erst nach längerer Quellung sichtbar. Auf diesem Quellungsstadium lässt sich die Mittellamelle der Scheidewände, von der schmalen Kante des einem Theil der primären Wand entsprechenden äusseren Keiles, als sehr feine Linie bis an die innere Grenze der betreffenden Zellen verfolgen. Der äussere Keil stellt sich jetzt als locale Verdickung der primären Membran dar; in Wirklichkeit ist derselbe ein durch grosse Resistenz gegen Kali ausgezeichnetes Stück der primären Membran, welches längere Zeit nach erfolgter Auflösung der Mittellamelle im anscheinend unveränderten Zustande sichtbar bleibt. Bei der Behandlung mit Kali nimmt die Verdickungsmasse der Aleuronzellen eine mit beginnender Differenzirung der Lamellen verblassende, intensive gelbe Färbung an. Letztere bleibt daher an der gestreiften Zone der Scheidewände länger als an den Aussen- und Innenwänden sichtbar. Besagte Farbenreaction erstreckt sich auch auf die Zwischenmasse und Nucellarschicht; sie erhält sich auch hier nur bis zum Eintritt der stärkeren Quellung.

Die Untersuchung von Schnitten, welche die Aleuronschicht in der Flächenansicht darbieten, ergibt folgende Befunde: Nach dem Aufquellen im Wasser zeigen dünne Randstellen der Präparate, wo nur die Aussenwände der Aleuronzellen vorhanden sind, das in Fig. 3 dargestellte Bild. Man erhält hierbei den Eindruck, als wären von einer dünnen, dem dichteren Grenzhäutchen entsprechender Membran umschlossene Zellen in einer weichen Intercellularmasse vertheilt. Die primären Wände sind in der Regel nicht sichtbar, hier und da treten sie jedoch in Erscheinung als sehr feine, unter scharfen Winkeln zusammenstossende dichte Lamellen. An etwas dickeren Partien der Präparate, wo etwas längere Abschnitte von Scheidewänden durch den Schnitt von innen getroffener Zellen vorhanden sind, zeigen jene Bauverhältnisse, die der Figur 4 entsprechen. Hier treten die primären Wände als feine Linien sehr deutlich hervor; die Scheidewände erscheinen an ihrer Kante stärker als in ihrem mittleren Theil verdickt. Der Inhalt verletzter Zellen wird durch die Wasseraufnahme sehr rasch deformirt; er stellt in diesem Zustande eine trübe, körnige Masse dar. In unver-

letzten Zellen der Flächenschnitte bleibt die ursprüngliche Differenzirung des Inhaltes auch nach der Wasserimbibition längere Zeit völlig intact erhalten, so dass die in der etwas körnigen Grundmasse vertheilten homogenen Aleuronkörner mit derselben Schärfe wie in Präparaten gesehen werden, die man in concentrirtem Glycerin oder Alkohol untersucht. Bezüglich der Aleuronkörner will ich hier noch die Bemerkung einschalten, dass dieselben in dunkler tingirten Früchten eine sehr auffällige lichtblaue Färbung zeigen. An der angegebenen Beschaffenheit des Zellinhaltes sind die unverletzten Zellen der Flächenschnitte auf den ersten Blick zu erkennen. Sie treten aber noch dadurch höchst auffällig in Erscheinung, dass ihre Wandungen die charakteristische Verdickungsweise der Collenchymzellen zeigen. Es erscheinen nämlich die mittleren Theile der Scheidewände als sehr dünne Platten, welche sich in stark glänzende, den Zellkanten entsprechende drei- oder viereckige Zwischenfelder fortsetzen. Die primären Membranen und Grenzhäutchen treten an diesen collenchymatischen Membranen nicht hervor (Fig. 5). Bei der Einstellung auf die Aussenwände, erscheinen die die stärker verdickten Zellkanten verbindenden Lamellen als Platten, die eine etwas grössere Dicke als im mittleren Durchschnitt der betreffenden Zellen besitzen, ohne dass hierdurch der angegebene anatomische Charakter dieser Zellschicht modificirt würde. Figur 6 stellt einen mittleren Durchschnitt der Aleuronschicht einer lufttrockenen Frucht aus einem in absolutem Alkohol liegenden Präparat dar. Die Vergleichung der Figuren 5 und 6 ergibt, dass die Wasserimbibition der Membranen geschlossener Zellen auf ein relativ sehr geringes Mass beschränkt bleibt. Der collenchymatische Bau, der neuerdings auch von Haberlandt[1] für die Aleuronzellen angenommen wurde, bleibt längere Zeit auch nach bereits zu Stande gekommener Deformirung des Zellinhaltes sichtbar, worauf die Unterschiede in der Vertheilung der Verdickungsmasse zum Theil ausgeglichen werden. Für die sichere Entscheidung der Frage, ob die Membranen der Aleuronzellen auch bei der Quellung der Früchte als Ganzes diesen collenchymatischen Charakter an-

[1] Physiologische Pflanzenanatomie, Leipzig 1884, pag. 291.

nehmen, und ob derselbe auch späterhin erhalten bleibt, habe ich keine sicheren Anhaltspunkte gewinnen können.

In durch Flächenschnitte freigelegten Scheidewänden stellen sich bei Betrachtung unter Wasser die primären Membranen als feine, aus schwachlichtbrechender Substanz bestehende, sich unter scharfen Winkeln durchschneidende Platten dar. Die Verdickungsmasse erscheint fast gleichmässig um das Lumen vertheilt. Das Grenzhäutchen erscheint gegen die übrige Verdickung ziemlich scharf abgesetzt (Fig. 7). Stärker gequollene Scheidewände, deren innere Contouren gegen das Lumen vorgewölbt erscheinen, lassen Andeutungen einer streifigen Structur erkennen (Fig. 7 bei *).

Bei der Behandlung der Flächenschnitte mit Kali nehmen die Verdickungen der Scheidewände der Aleuronzellen an den Stellen, wo dieselben in die Aussenwände übergehen, im ganzen Umkreis des Lumens eine gelbe Färbung an. Letztere bleibt bis zum Stadium, auf dem die Lamellen hervortreten deutlich sichtbar. Die Differenzirung der Lamellen erfolgt simultan auf allen Punkten der betreffenden Membrantheile, in denen nun die mit zwei deutlichen Contouren sich zeichnenden primären Wände sichtbar sind. — Die durch Flächenschnitte freigelegten mittleren Theile der Scheidewände quellen in Kali unter Gelbfärbung zunächst gleichmässig auf. Der weitere Verlauf der Quellung ist ein ungleichmässiger, indem diese an den Zellkanten rascher als an den dazwischen befindlichen Membranpartien erfolgt. Jetzt ist die Streifung mit sehr grosser Schärfe zu sehen (Fig. 8). Auf diesem der Figur 8 entsprechenden Quellungsstadium nimmt die Intensität der Färbung von den Zellkanten nach der Mitte der Scheidewände allmälig ab; es markiren sich jetzt erstere als dunkler gefärbte Zwischenfelder. An diesen wird bald der lamellöse Bau sichtbar, worauf die stärkere Quellung auf die mittleren Theile der Scheidewände übergeht, deren Contouren sich convex gegen das Lumen vorwölben. Es kommt hierdurch zur Ausbildung der in Figur 9 dargestellten Umrissform des Zelllumens. Bezüglich dieses Quellungsstadiums ist noch zu bemerken, dass die äussersten Streifen über den vorgewölbten mittleren Theil der Scheidewand hinausreichen, und sich innerhalb des bereits lamellös gewordenen Theiles der Membran befinden. Die primären Wände

erschienen bis dahin als feine Linien; sie nehmen mit fortschreitender Quellung die Beschaffenheit heller, von zwei deutlichen Contouren begrenzter Lamellen an (Fig. 11 *a*). Man kann nun leicht constatiren, dass die Streifen, deren Dicke in ihrem mittleren Theile inzwischen etwas zugenommen hat, sich continuirlich durch die ganze Dicke der primären Wand erstrecken. Kurz vor der beginnneden Differenzirung von Lamellen in der gestreiften Partie der Scheidewände wird in der quellenden primären Membran die Mittellamelle sichtbar. Sie markirt sich als feine dichte Linie, durch welche die primäre Wand in zwei weiche Lamellen zerlegt wird, von denen je eine den benachbarten Zellen zufällt (Fig. 11 *b* bei *). Die weitere Quellung beginnt zunächst an den gestreiften Abschnitten der Scheidewände, in denen helle, nach aussen von den noch unveränderten Lamellen begrenzte, von der Mittellamelle durchzogene Felder von biconvexem Umriss sichtbar werden. Es stellen dieselben das aus der äusseren Lamelle der primären Membran und den weiter nach innen folgenden hervorgegangene homogene Quellungsproduct dar. Von hier aus geht die Verquellung der Lamellen erst nach einiger Zeit auf die Zellkanten über. Ist dies erfolgt, so erscheint die Membran in zwei Schalen differenzirt, und zwar in eine äussere hyaline, und eine innere geschichtete, die durch das Grenzhäutchen abgeschlossen ist (Fig. 10). Auf diesem Quellungsstadium markiren sich die Streifen mit grosser Schärfe in der äusseren Schale; sie erstrecken sich jetzt ebenso wie in stärker gequollenen Scheidewänden der Längsschnitte nicht durch die ganze Dicke derselben. Bei andauernder Quellung verringert sich mehr und mehr die Dicke der inneren Schale, während die der äusseren stetig zunimmt. Nach erfolgter Verquellung sämmtlicher Lamellen erscheint das Grenzhäutchen noch längere Zeit gegen die homogen gewordene Verdickungsmasse scharf abgesetzt.

In Schnitten, die nacheinander mit alkoholischer Jodtinctur und wässeriger Jodkaliumjodlösung durchtränkt wurden, gelingt es durch nachträglichen Zusatz von Schwefelsäure die in den Scheidewänden der Aleuronzellen durch Kali sichtbar werdenden Streifen in sehr prägnanter Weise als protoplasmatische Fäden zur Darstellung zu bringen. Am besten eignen sich hierzu

Flächenschnitte durch die Aleuronschicht, in welchen freigelegte Scheidewände vorhanden sind. Am instructivsten sind die Bilder, die man erhält, wenn das mit den genannten Jodlösungen durchtränkte Präparat in entsprechend concentrirter Schwefelsäure rasch aufquillt. Da in diesem Falle die Blaufärbung der Verdickungsmasse nur sehr kurze Zeit anhält, so treten die intensiv gelb gefärbten, den Streifen entsprechenden protoplasmatischen Verbindungsfäden auf dem hellen, von den aufquellenden Membranen gebildeten Grunde mit grösster Schärfe hervor. Bei der weiteren Quellung werden diese Fäden zu solchen von grösserer Länge und geringerer Dicke ausgesponnen, die, falls sie nicht an irgend einer Stelle zerreissen, längere Zeit, auch nach bereits erfolgter Zerstörung der Mittellamelle, durch die ganze Dicke der hyalinen, von den desorganisirten Membranen gebildeten Zonen, sich verfolgen lassen (Fig. 12). — Bei minder rapid verlaufender Einwirkung der Schwefelsäure schreitet während der Quellung die Entfärbung der anfänglich intensiv blau gefärbten Verdickungsmassen, mit Bezug auf das Lumen der Zellen, in der Richtung von aussen nach innen fort. Hierdurch kommt es zur Bildung einer sich allmälig ausbreitenden farblosen Ringzone, welche gegen den inneren, blau gefärbten Theil der Verdickungsmasse nicht scharf abgesetzt ist. Jetzt markiren sich die nach dem Aufquellen der primären Wände sichtbar gewordenen Mittellamellen als feine, gelb gefärbte Linien. Die Streifen stellen sich als strahlige, aus hyaliner oder körniger, intensiv gelb gefärbter Substanz bestehende, in den farblosen Ringzonen der Membranen blind endigende Ausläufer der Zellinhalte dar. An anderen Stellen präsentiren sich dieselben als durch die Mittellamellen quer verlaufende Fäden, die wenigstens in schwächer gequollenen Membranen sich continuirlich durch die ganze Dicke derselben erstrecken. An der Stelle, wo die Continuität der Verbindungsfäden unterbrochen ist, und wo die blinden äusseren Enden derselben in grösserer Entfernung von der Mittellamelle sich befinden, erscheint letztere nicht als homogener Streifen, sondern im optischen Durchschnitt aus einer Reihe gelber, durch helle Interstitien getrennter Körnchen gebildet. In dieser Structur gelangt die siebplattenartige Perforation der Mittellamellen, resp. primären Wände, in ganz sicherer Weise zum Aus-

druck. Nach erfolgter Desorganisation der Membranen bleiben dié körnigen Reste der Verbindungsfäden längere Zeit noch in den hellen, zwischen den Inhaltskörpern vorhandenen Räumen sichtbar. — Bei langsam erfolgender Quellung findet man, dass das Grenzhäutchen zunächst eine gelbe Färbung annimmt, die durch Grün schliesslich in Blau übergeht. Bis zum Eintritt dieser Endreaction erscheint das Grenzhäutchen gegen den übrigen blau gefärbten Theil der Verdickungsmasse sehr scharf abgesetzt.

Mittelst der angegebenen Methode können auch an Präparaten, welche Längsschnitte der Aleuronzellen darbieten, die nach der Kalibehandlung sichtbar werdenden Streifen mit Leichtigkeit als protoplasmatische Verbindungsfäden zur Anschauung gebracht werden. Ihr Verlauf bietet mit demjenigen auf entsprechenden Quellungsstadien befindlicher Kalipräparate die vollste Übereinstimmung dar, so dass gar kein Zweifel an der Identität dieser Bildungen aufkommen kann. Die aus den Aleuronzellen in die peripherischen Stärkezellen verlaufenden Verbindungsfäden bleiben nicht so lange als diejenigen der Scheidewände sichtbar. Der den Aleuronzellen angehörende Abschnitt dieser Fäden besitzt eine etwas grössere Resistenz als derjenige in der Membran der sich anschliessenden Stärkezelle. Bei zu rasch verlaufender Quellung erhält man daher oft Bilder, die den Anschein gewähren könnten, als würden die an der Innenwand der Aleuronzellen befindlichen Verbindungsfäden an der primären Membran blind endigen. Perikline Scheidewände, durch welche einzelne Aleuronzellen in zwei, gleichartigen Inhalt führende Tochterzellen getheilt sind, zeigen Bauverhältnisse, die völlig mit denjenigen antikliner Scheidewände übereinstimmen. Mittelst Jodschwefelsäure ist es leicht den Nachweis zu führen, dass die Inhalte beider Tochterzellen sowohl untereinander, als auch mit denjenigen seitlich angrenzender ungetheilter Aleuronzellen sich im directen, durch Verbindungsfäden bewirkten Zusammenhange befinden.

Die etwas complicirteren, von Gardiner[1] und Russow[2] angegebenen Methoden zur Darstellung protoplasmatischer,

---

[1] Arbeiten d. bot. Inst. in Würzburg, III. Bd., Heft I, pag. 53 ff.

[2] L. c., pag. 5 des Separat-Abdruckes.

Membranen durchziehender Verbindungsfäden mittelst Anilinfärbungen blieben sowohl bei *Secale*, als auch den übrigen Objecten entweder ganz resultatlos, oder sie ergaben im besten Falle Bilder von so geringer Schärfe, dass eine richtige Deutung derselben doch nur auf Grund der an Jodschwefelsäure-Präparaten gewonnenen Ergebnisse möglich war. Wahrscheinlich dürften die betreffenden Methoden mit noch näher zu ermittelnden Modificationen, auch bei der Untersuchung des Endosperms der Gräser nach der fraglichen Richtung, gute Dienste leisten. Darauf bezügliche Versuche, die im günstigsten Falle nur eine Bestätigung der mittelst Jodschwefelsäure erlangten Resultate hätten ergeben können, habe ich nicht unternommen.

Die Membranen der Stärkezellen erscheinen bei eben beginnender Wasseraufnahme als gleichmässig verdickte, ziemlich dünne, unter scharfen Winkeln zusammenstossende Platten. Der weitere Verlauf der Quellung vollzieht sich an den einzelnen Stellen, zumal an den Membranen in grösserer Tiefe befindlicher Stärkezellen, mit ungleicher Intensität. Dies hat zur Folge, dass diese Membranen auf etwas späteren Stadien der Quellung ein Aussehen annehmen, welches der Durchschnittsansicht einer mit seichten, sich nach innen stark erweiternden Tüpfeln versehenen Membran entspricht. Wie aus Figur 13 zu ersehen, sind die regelmässig alternirenden, stärker gequollenen und in der Quellung zurückgebliebenen Theile der Membran auf correspondirende Stellen der Scheidewände benachbarter Zellen vertheilt. Diese Niveauverschiedenheiten zwischen den einzelnen Membranabschnitten werden auf späteren Stadien der Quellung ganz oder zum Theil ausgeglichen. Jetzt erscheinen die den sehr feinen Mittellamellen anliegenden Verdickungen der Membranen, von der Aleuronschicht entfernter Stärkezellen, in je eine weiche und diese nach dem Lumen zu abschliessende dichte, als Grenzhäutchen zu bezeichnende Lamelle differenzirt (Fig. 13). Gegen die Peripherie zu nimmt die Quellbarkeit der Membranen etwas ab. In den äussersten Schichten der Stärkezellen werden die feinen Mittellamellen in ihrem ganzen Verlaufe erst nach der Behandlung mit Kali sichtbar. In diesen Membranen tritt gleich bei beginnender Quellung ein auf Streifung beruhendes Structurverhältniss hervor, welches auch nach mehrstündigem

Verweilen der Präparate im Wasser an Schärfe nicht verliert. Am deutlichsten markiren sich die Streifen an den Stellen, wo dieselben das Grenzhäutchen durchsetzen (Fig. 1, 13). An den in grösserer Tiefe befindlichen Membranen sind durchgehende Streifen nur beim Beginn der Quellung, und zwar an den den scheinbaren Tüpfeln entsprechenden Stellen sichtbar. Bei weiterer Quellung verschwinden sie zunächst aus den weichen Lamellen; am längsten bleiben dieselben in den Grenzhäutchen erhalten.

Bei der Behandlung mit Jod und Schwefelsäure bleiben die Verdickungen der Membranen der Stärkezellen in der Regel farblos; nur höchst selten nehmen dieselben eine rasch vorübergehende röthliche Färbung an. Dieses Verhalten erstreckt sich auch auf die den Aleuronzellen anliegende Verdickung peripherischer Stärkezellen. Werden die Schnitte längere Zeit mit sehr concentrirter alkoholischer Jodtinktur behandelt, und hierauf während des Aufquellens in wässeriger Jodkaliumjodlösung untersucht, so präsentiren sich die Streifen mit etwas grösserer Schärfe, als bei directer Wasserbehandlung. Nach Zusatz von Schwefelsäure, die wegen der relativ sehr bedeutenden Quellbarkeit der Membranen in nicht sehr concentrirtem Zustande angewandt werden muss, nehmen die Streifen eine schwache gelbliche Färbung an. An den Mittellamellen lässt sich mit Jod und Schwefelsäure eine deutlich hervortretende gelbe Färbung erzielen, wobei dieselben nach längerer Einwirkung der Säure in äquidistante Körnchen aufgelöst erscheinen. Es kann diese Structur wohl nur als der Ausdruck einer durch das Vorhandensein sehr feiner Perforationen bewirkten Discontinuität der betreffenden Membrantheile gelten. Aus diesen Befunden wäre der Schluss zu ziehen, dass den Membranen der Aleuron- und Stärkezellen analoge Bauverhältnisse, insoferne diese durch das Vorhandensein von Verbindungscanälen bedingt sind, zu Grunde liegen, und dass die mit Hilfe der angewandten Methoden nachweisbaren Verschiedenheiten zwischen diesen beiden Zellenarten sich nur auf die stoffliche Beschaffenheit der intramembranalen Verbindungsfäden beziehen.

Aleuron- und Stärkezellen sind in radialen Reihen angeordnet, die mit wachsender Entfernung von der Oberfläche des

Endosperms an Deutlichkeit verlieren. Die auf die Aleuronzelle unmittelbar folgenden Stärkezellen sind theils von flacher Tafelform, theils stärker in radialer Richtung gestreckt. Erstere bilden auf Stellen von wechselnder Ausdehnung gewöhnlich einschichtige Belege auf der Innenseite der Aleuronzellen. Sie gehen hervor durch nachträgliche Theilung einzelner Aleuronzellen mittelst perikliner, der Innenwand stark genäherten Scheidewände. — Die Grenzen zwischen den Aleuron- und Stärkezellen, treten bei der Untersuchung in Wasser, erst nach längerer Einwirkung desselben hervor. Die Aussenwand peripherischer Stärkezellen besteht aus einer dünnen, weichen Lamelle und einem diese abschliessenden Grenzhäutchen; beide setzen sich in die gleichnamigen Theile der den Seitenwänden angehörenden Verdickung fort (Fig. 1 und Fig. 22, von *Triticum*). Die seitlichen Grenzen peripherischer Stärkezellen sind bei der Untersuchung in Wasser eine ganz kurze Strecke nur dort sichtbar, wo die betreffenden Scheidewände an die Aleuronzellen ansetzen. Hier erscheinen die Scheidewände wegen der relativ geringen Quellbarkeit des entsprechenden Theiles der weichen Verdickungsmasse, auch nach längerer Behandlung mit Wasser, schmäler als auf den übrigen Stellen ihres nach innen gerichteten Verlaufes (Fig. 1). Dieselbe Beschaffenheit besitzt übrigens auch der weiche Theil der Verdickungsmasse an den Aussenwandungen; es unterbleibt daher an diesen Stellen die Bildung von Varicositäten bei der Wasserimbibition.

Die Zellen der äussersten Schicht des Endosperms setzen sich unter starker Abnahme des radialen Durchmessers und der Wanddicke als continuirliche einschichtige Zelllage auf den ganzen der Aussenseite des Scutellums zugewandten Theil der Frucht-, resp. Samenschale fort. Mit Ausnahme eines von inhaltsleeren Zellen gebildeten Mittelfeldes dieses kleinzelligen Beleges, führen alle übrigen den gewöhnlichen Inhalt der Aleuronzellen. Letztere erscheinen auf Querschnitten durch die Frucht als Belege, die eine kürzere oder längere Strecke über die seitliche, dem grössten Umfange des Scutellums entsprechende Kante hinausgreifen und sich beiderseits in die von inhaltsleeren Zellen gebildete Zone fortsetzen. Die Nucellarschicht und Zwischenmasse setzen sich unter allmäliger Abnahme ihrer

Dicke nur eine kurze Strecke auf den der Aussenseite des Scutellums zugewandten Theil des Endosperms fort. Wie die Behandlung mit Kali ergibt, befinden sich sämmtliche inhaltsleere Endospermzellen an der Aussenseite des Scutellums im unmittelbaren Contact mit der braunen Zelllage, die der Innenschicht der Samenschale entspricht.

Die Innenseite des Scutellums befindet sich nicht im unmittelbaren Contact mit den Stärkezellen des Endosperms. Letztere werden vielmehr nach dem Scutellum zu abgeschlossen von einer mehrschichtigen Lage zusammengedrückter Zellen, die entweder gar keinen Inhalt oder nur spurenhafte Reste desselben führen. Besitzt diese Zone entleerter Endospermzellen eine nur geringe Breite oder ist dieselbe, was recht oft der Fall ist, über der seitlichen Kante des Scutellums etwas verschmälert, so erfolgen die angegebenen Dimensionsänderungen der Aleuronzellen constant erst beim Übergange auf die Aussenseite des Scutellums. Bei etwas stärkerer seitlicher Ausbreitung der betreffenden Zone stellt die Grenzlinie zwischen dieser und den Stärkezellen einen gegen das Scutellum convex gekrümmten Bogen dar. In diesem Falle macht sich die Abnahme des radialen Durchmessers schon in grösserer Entfernung vom Rande des Scutellums, und zwar an sämmtlichen die betreffende Zwischenzone seitlich begrenzenden, oft sehr zahlreichen Aleuronzellen bemerkar. Ähnliche Bilder ergibt auch die Untersuchung von Längenschnitten. An diesen sind die angegebenen Veränderungen des Baues der Aleuronzellen, je nach der Höhe der aus resorbirten Zellen bestehenden Zone, entweder nur an denjenigen bemerkbar, die der Aussenseite des Scutellums zugewandt sind, oder es setzt sich diese Beschaffenheit, eine kürzere oder längere Strecke, auch auf die über der Scheitelkante des Scutellums befindlichen Aleuronzellen fort. — Die nur wenig in radialer Richtung gestreckten, im Umriss meist quadratischen Zellen der äussersten Schicht der Aussenseite des Scutellums befinden sich mit den darüber liegenden Aleuronzellen zum grössten Theil im unmittelbaren gegenseitigen Contact. Reste von resorbirten Zellen an der Contactfläche der betreffenden beiden Gewebe konnten mit einiger Sicherheit nur im Bereiche der abgerundeten Seitenkante des Scutellums nachgewiesen werden.

2. *Triticum vulgare.*

Das Endosperm schliesst sich hinsichtlich seiner Bauverhältnisse, der Structur und chemischen Beschaffenheit der Membranen, so nahe an dasjenige von Secale an, dass ich mich im Folgenden hauptsächlich nur auf die Hervorhebung derjenigen Punkte beschränken kann, in denen ein specifischer Charakter des betreffenden Gewebes zum Ausdruck gelangt. — Die Zwischenmasse wird als continuirlicher Beleg der Aleuronzellen erst nach der Behandlung mit Kali sichtbar. Nach der Quellung im Wasser ist sie nur in den interstitienartig begrenzten, über den Scheidewänden der Aleuronzellen befindlichen Zwickeln bemerkbar (Fig. 22 *z*). Die primären Membranen präsentiren sich schon nach kurzer Quellung im Wasser, als aus weicher Substanz bestehende, sich nach aussen und innen verschmälernde Lamellen. Zwischen den Verdickungen der Aussenwand benachbarter Aleuronzellen differirt die Dichte der primären Membran nur wenig von derjenigen der ersteren. Hier markiren sich die betreffenden Theile der primären Membran, nach längerer Quellung im Wasser, als Keile, die mit ihren schmalen Enden allmälig in den weichen Theil derselben übergehen (Fig. 22).

Mit Kali, resp. Jodschwefelsäure lassen sich die protoplasmatischen Verbindungsfäden noch schärfer als bei Secale in den Membranen der Aleuronzellen nachweisen; dies bezieht sich auch auf das zwischen den Aleuron- und Stärkezellen vorhandene System derselben. Figur 24, die sich auch auf Secale beziehen könnte, wurde nach einem mit Jodschwefelsäure behandelten, die Aleuronzellen im Längenschnitt darbietenden Präparat gezeichnet. Ich habe in derselben die Verhältnisse, welche die betreffende Scheidewand benachbarter Aleuronzellen nach Eintritt der stärkeren Quellung darbot, möglichst naturgetreu darzustellen mich bestrebt. Die beiden mit * bezeichneten Verbindungsfäden zeigten das auffallende Verhalten, dass in diesen während der Verkürzung unter einseitiger Abtrennung vor dem einen der zugehörigen Inhaltskörper tropfenartige, anscheinend völlig farblose Gebilde zum Vorschein kamen. Es dürften dies wohl, wie ich mit Rücksicht auf die grosse Dichte derselben annehme,

aus der sich zersetzenden Substanz der betreffenden Verbindungsfäden ausgeschiedene Fetttröpfchen gewesen sein.

Die Verbindungsfäden in den Scheidewänden benachbarter Aleuronzellen markiren sich nach längerer Behandlung mit wässeriger Jodkaliumjodlösung sowohl an Längs- als Querschnitten als gelblich gefärbte, allerdings nur sehr schwach hervortretende Streifen. Nach dem Auswaschen in Wasser erscheinen die Verbindungsfäden durch Flächenschnitte freigelegter Scheidewände als gelbliche Streifen auf hellem Grunde, während die Zellkanten sich als dunkle, gelb tingirte Zwischenfelder markiren. Nach Zusatz von Schwefelsäure nehmen die von Verbindungsfäden durchzogenen Theile der Membran rascher als die übrigen die Blaufärbung an.

Die Quellbarkeit der Membranen der Stärkezellen nimmt mit wachsender Entfernung von der Aleuronschicht zu, ohne jedoch einen so hohen Grad wie bei Secale zu erreichen. Aus diesem Grunde bleibt die Bildung von Varicositäten beim Aufquellen in Wasser auf ein ziemlich geringes Maass beschränkt. Auf die Verdickung der Innenwand der Aleuronzellen folgt gegen die Stärkezellen zu eine weiche Lamelle (Fig. 22 *w*). Sie besitzt eine grössere Dicke als die entsprechende Verdickung bei *Secale*. Den Abschluss nach innen bildet ein dichtes Grenzhäutchen (Fig. 22, *d*). Letzteres befindet sich in ziemlich innigem Contact mit einer dem Inhalt der betreffenden Zellen angehörenden protoplasmatischen Schicht, deren Ablösung erst nach andauernder Quellung in Wasser zu Stande kommt. (Fig. 22, *p*.)

Sachs[1] hat bereits 1862 eine eingehende Schilderung der Bauverhältnisse des Endosperms gegeben, und diese durch eine Figur illustrirt.[2] Die Zone obliterirter Endospermzellen ist ziemlich schmal und wird seitlich von inhaltführenden Aleuronzellen begrenzt. Die Abnahme des radialen Durchmessers der Zellen der äussersten Schicht des Endosperms findet constant erst beim Übergang der betreffenden Zelllage auf den der Aussenseite des Scutellums zugewandten Theil der Samenschale statt. Sachs hat in seiner Figur die neben der Seitenkante des Scutellums,

---

[1] Botanische Zeitung 1862, pag. 145 ff.

[2] L. c. Taf. V, Fig. 2.

an dessen Aussenseite befindlichen kleinen Zellen ohne Inhalt abgebildet, was insoferne nicht zutreffend ist, als der betreffende Theil des Endosperms bezüglich der Beschaffenheit der Zellinhalte in derselben Weise, wie derjenige von Secale differenzirt ist.

3. *Avena sativa.*

Die Membranen peripherischer Stärkezellen erfahren bei directer Behandlung mit Wasser sehr weitgehende Deformationen. Es empfiehlt sich daher Schnitte, die solche enthalten, falls es auf genauere Orientirung über die Anordnung der Zelle in den peripherischen Theilen des Endosperms ankommt, in concentrirtes Glycerin zu legen. Unter diesen Verhältnissen treten die Grenzhäutchen der Scheidewände der Aleuronzellen sehr deutlich hervor; sie setzen sich continuirlich auf die Aussen- und Innenwände dieser Zellen fort. Ihre Verdickungsmasse erscheint völlig homogen; die primären Membranen sind nicht sichtbar (Fig. 24—26). Die Mehrzahl peripherischer Stärkezellen ist in einer zur Oberfläche des Endosperms senkrechten Richtung stark verlängert. Die Lagerung der hier und da vorkommenden kleineren Zellen dieser Art lässt deutlich erkennen, dass dieselben durch nachträgliche Theilung der Zellen der äussersten oder zunächst folgenden Schicht hervorgingen (Fig. 24, *st;* 26). Einzelne der auf letztere Weise entstandenen Zellen führen einen stärkefreien Inhalt, der in völlig übereinstimmender Weise mit demjenigen der Aleuronzellen differenzirt ist (Fig. 25, *al*). Sowohl kürzere als längere, sich unmittelbar an die Aleuronzellen anschliessende Stärkezellen, zeigen stark verdickte Aussenwände. Die Dicke ihrer Seitenwände nimmt in der Richtung von aussen nach innen ab. Es kommt hierdurch die höchst charakteristische Keilform dieser Scheidewände zu Stande, die besonders deutlich an denjenigen längerer Stärkezellen hervortritt (Fig. 24—26). Die schwächste Verdickung besitzen peripherische Stärkezellen an ihrer Innenseite (Fig. 24 *st*). Die primären Membranen und Grenzhäutchen markiren sich ziemlich scharf; in der Verdickungsmasse wird ein lamellöser Bau auch nach andauernder Einwirkung von concentrirtem Glycerin nicht sichtbar.

Beim Aufquellen trockener Fruchtquerschnitte in mit Wasser verdünntem Glycerin oder reinem Wasser zeigen die Membranen längerer, unmittelbar an die Aleuronzellen angrenzender, durch den Schnitt getroffener Stärkezellen folgendes Verhalten: Die Verdickungsmasse differenzirt sich gleich beim Beginn der stärkeren Quellung, im ganzen Umkreis des Lumens, in zwei Schalen von ungleichmässiger Dicke. Diese ist am geringsten an den Innenwänden und nimmt in der Richtung nach aussen allmälig zu. An der Innenwand und dort, wo die Verdickung derselben in diejenige der Seitenwände übergeht, erscheinen beide Schalen völlig homogen. Hier präsentirt sich die äussere Schale als ziemlich dicke weiche Lamelle, zu welcher der betreffende Theil der inneren in das Verhältniss eines Grenzhäutchens von dichterer Beschaffenheit tritt (Fig. 31). An den Aussenwänden erscheinen beide Schalen in Lamellen differenzirt, von denen die in der Nähe der Aleuronzellen befindlichen sich an der primären Wand auskeilen, während die weiter nach innen folgenden, sowie diejenigen der inneren Schale in die keilförmige Verdickung der Seitenwände übergehen (Fig. 27). Der lamellöse Theil der inneren Schale lässt eine Streifung erkennen, die in minder scharfer Ausprägung auch an der äusseren hervortritt (Fig. 27). Die durch die weitere Wasseraufnahme bewirkte Verquellung der Verdickungsmasse beginnt zunächst an dem den Seitenwänden angehörenden lamellösen Theil der inneren Schale und schreitet von hier nach den Aussenwänden fort. In dieser sind, kurze Zeit nach begonnener Quellung, nur noch die an der primären Membran sich auskeilenden Lamellen der äusseren Schale sichtbar (Fig. 28, 29). Durch die Quellung der entstandenen hyalinen Schleimmasse wird die an den Aussenwänden befindliche innere Schale zu einer oft tief in das Lumen sich erstreckenden Protuberanz aufgetrieben. Die Verquellung der Lamellen der inneren Schale beginnt am Scheitel der Protuberanz, und schreitet sehr rasch nach der Basis derselben fort. Figur 29 entspricht dem Quellungsstadium, auf dem die Protuberanz noch als sehr zart contourirte Schleimmasse sichtbar ist. Die Substanz der letzteren beginnt sich nun im umgebenden Medium zu vertheilen, zugleich geht die weitere Verquellung der inneren Schale von der Basis der Protuberanz successive,

unter gelegentlich stattfindender Bildung kleinerer, von der Spitze her verschleimender Varicositäten auf die Seitenwände über (Fig. 30). Auf diesem Quellungsstadium ist die primäre Membran in ihrer ganzen Ausdehnung sichtbar, nur besitzt dieselbe jetzt zwischen den noch nicht verquollenen Lamellen der äusseren Schale ein etwas geringeres Lichtbrechungsvermögen als auf den übrigen Punkten ihres Verlaufes. Mit wachsender Entfernung von der Aussenwand nimmt die Resistenzfähigkeit beider Membranschalen gegen die Einwirkung von Wasser allmälig zu. Ist daher die Verquellung der inneren Schale bis in die Nähe der Innenwände vorgeschritten, so bleibt der in Figur 31 dargestellte Zustand längere Zeit völlig unverändert erhalten. An den Innenwänden habe ich das Hervortreten von Protuberanzen niemals beobachtet. An dem der Innenwand angehörenden Residuum der inneren Schale beginnt die Verquellung im mittleren Theil, und schreitet allmälig gegen die Zellkanten fort. (Fig. 32.) Von dem ganzen Complex der an der primären Membran sich auskeilenden Lamellen bleibt nach längerer Quellung nur eine einzige, und zwar die äusserste derselben erhalten. Diese resistentere Lamelle besitzt nach dem Lumen zu eine dichtere Begrenzung, der die desorganisirten Reste der übrigen Lamellen als längere Zeit sichtbar bleibende, körnige Bildungen anliegen. Mit wachsender Entfernung von der Aleuronschicht verringert sich die Quellbarkeit und Dicke der Membranen; diejenigen der inneren Zelllagen präsentiren sich nach dem Aufquellen in Wasser als homogene Lamellen, denen sich beiderseits den benachbarten Zellen angehörende dichtere Grenzhäutchen anschliessen. In diesen dünnen Membranen ist eine Streifung überhaupt sehr schwer wahrzunehmen; sie entspricht übrigens den für *Secale* und *Triticum* geschilderten Verhältnissen. Die Mittellamellen treten nach der Behandlung mit Kali als sehr feine Linien in den varicös aufquellenden Membranen hervor.

Die das Endosperm nach innen begrenzende Zone obliterirter Zellen besitzt an den Seitenkanten des Scutellums eine grössere Höhe als an der Rückenfläche desselben. Die Abnahme der Höhe der diese Zone seitlich begrenzenden und auf die Aussenseite des Scutellums übergehenden Aleuronzellen macht

sich bereits in grösserer Entfernung von der Seitenkante des letzteren bemerkbar. Die auf diese Zone folgenden Stärkezellen mit normalem Inhalt sind auf der der Rückenfläche des Scutellums zugewandten Seite stärker als auf den übrigen verdickt. Auf diese Zellen gehen die für die peripherischen, unter den Aleuronzellen befindlichen Stärkezellen beschriebenen Bauverhältnisse über. Nach der Wasseraufnahme differenzirt sich ihre Verdickung in eine äussere und innere Schale. Letztere besitzt rings um das Lumen eine fast gleichmässige Dicke. Die Verquellung beginnt an den inneren Lamellen der äusseren Schale, und zwar an der Aussenseite dieser Zellen. Bei andauernder Wasseraufnahme wird der der Aussenwand angehörende Theil der Innenschale in das Lumen dieser Zellen eingestülpt. Weiter gehende, durch die Wasserimbibition bewirkte Deformationen habe ich an den Membranen dieser Zellen nicht beobachtet. Mit dem Beginn der Quellung zeigen die Aussen- und Seitenwände eine Streifung, die nach dem Hervortreten der beiden Schalen besonders an der inneren deutlich sichtbar ist, und von hier sich eine kurze Strecke in die äussere verfolgen lässt. In den folgenden Schichten des Endosperms vollzieht sich der allmälige Übergang in die inneren dünnwandigen Zellen des Endosperms.

Bei der Quellung der Fruchtquerschnitte in Kali, oder auch nach längerem Verweilen derselben im Wasser, werden die primären Wände der Aleuronzellen, die sich im unmittelbaren Contact mit den Zellen der Nucellarschicht befinden, als helle Linien sichtbar; sie setzen sich etwas verschmälernd in die äusseren und inneren Grenzcontouren fort. Hierbei wird in der in Kali gleichmässig quellenden Verdickungsmasse ein lamelloser Bau vorübergehend, und zwar an den Aussenwänden sichtbar. Ein die Scheidewände durchziehendes System von Streifen wird weder in denjenigen benachbarter Aleuronzellen, noch zwischen diesen und den peripherischen Stärkezellen sichtbar. An den Quellungspräparaten markirt sich das Grenzhäutchen der Aleuronzellen mit sehr grosser Deutlichkeit. Dasselbe besitzt gegen Chromsäure eine grössere Resistenz als die übrige Verdickungsmasse. Das Verhalten der Membranen der Aleuronschicht bezüglich der Farbenreaction bei der Einwirkung von Kali entspricht demjenigen von *Secale* und *Triticum*.

Unverletzte Zellen enthaltende Partien von Flächenschnitten durch die Aleuronschicht zeigen nach dem Aufquellen im Wasser das charakteristische Aussetzen eines Collenchymgewebes. In durch Flächenschnitte freigelegten Scheidewänden markiren sich nach dem Aufquellen im Wasser die primären Wände sehr deutlich als helle, unter scharfen Winkeln zusammenstossende Linien. Auch an derartigen Präparaten treten in den Membranen der Aleuronzellen bei der Behandlung mit Kali weder Lamellen noch Streifen hervor.

Der Nachweis der Verbindungsfäden gelingt nicht so leicht, wie bei *Secale* und *Triticum*, da die betreffenden Structuren mittelst der Jodschwefelsäuremethode nur in dem Falle hervortreten, wenn die Quellung bei sehr niederem Wassergehalt der Präparate erfolgt. Es kann dies in der Weise erreicht werden, dass man zu den längere Zeit mit alkoholischer Jodtinctur behandelten Schnitten eine ganz kleine Menge der wässerigen Jodlösung zusetzt und hierauf die Schwefelsäure einwirken lässt. In Querschnittspräparaten werden drei Systeme von Verbindungsfäden sichtbar. Das sich am schärfsten markirende gehört den Scheidewänden benachbarter Aleuronzellen an. Hier werden die Verbindungsfäden sichtbar, bevor noch die Quellung der betreffenden Membranen einen höheren Grad erreicht hat. Sie präsentiren sich als kurze, relativ dicke Stäbchen von sehr intensiver brauner Färbung. Gleichzeitig mit diesen werden die Verbindungsfäden in den keilförmig verdickten Scheidewänden peripherischer Stärkezellen sichtbar. Die im äusseren Abschnitt dieser Membranen verlaufenden Fäden, von grösserer Feinheit als diejenigen zwischen Aleuronzellen, erscheinen tiefgelb oder braun gefärbt. Weiter nach innen nimmt die Färbung der Fäden allmälig ab, so dass diejenigen, die sich in der Nähe der Innenwand befinden, keine intensivere Farbenreaction erkennen lassen, als die betreffenden Bildungen in den Membranen der Stärkezellen von Secale oder Triticum bei derselben Behandlung. Die äussersten Fäden dieses Complexes beschreiben in ihrem Verlauf nach den Aleuronzellen zu convex gekrümmte Bögen, die sich weiter nach innen mehr und mehr abflachen.

Das dritte System von Verbindungsfäden ist den Aleuron- und peripherischen Stärkezellen gemeinsam. Die Darstellung

desselben, insoferne aus dieser ein sicherer Schluss auf die Continuität der betreffenden Inhaltskörper gezogen werden konnte, ist mir nur überaus selten gelungen. In günstigen Fällen kann man diese sehr feinen, intensiv gelb oder braun gefärbten Fäden durch die ganze Dicke der Scheidewände continuirlich von Lumen zu Lumen verfolgen. Häufiger lassen sich jedoch Continuitätsunterbrechungen erkennen, indem entweder einzelne oder alle Fäden desselben Complexes in kürzere oder längere Stäbchen aufgelöst erscheinen, entsprechend dem von mir für die analogen Bildungen in den Membranen des Endosperms von *Strychnos nux vomica*[1] beschriebenen Verhalten. In den meisten Fällen markirt sich jedoch die betreffende Structur durch einen Complex vom Lumen der Stärkezellen ausstrahlender, innerhalb der ihnen angehörenden Verdickung, nach kürzerem oder längerem Verlaufe, blind endigender Fäden. Da in den äusseren Verdickungen und Scheidewänden peripherischer Stärkezellen nach dem Hervortreten der Verbindungsfäden die an Wasserpräparaten sichtbaren Streifen nicht zu sehen sind, so muss hieraus der Schluss gezogen werden, dass letztere ein durch das Vorhandensein der Verbindungsfäden bedingtes Structurverhältniss der betreffenden Membranen darstellen. An den Membranen der übrigen Endospermzellen, einschliesslich der stärker verdickten, an der dem Scutellum zugewandten Seite, bewirkt das Aufquellen in Schwefelsäure nach vollzogener Jodimbibition fast gar keine erhebliche Verschärfung der auf Streifung beruhenden Structur. Es hängt dies sowohl hier, als auch bei *Secale* und *Triticum*, jedenfalls nur mit qualitativen Verschiedenheiten der in den Verbindungskanälen dieser Membranen vorhandenen Füllmasse zusammen. Dass jedoch diesen Bildungen trotz der nur sehr schwachen Farbenreaction derselbe anatomische Charakter, wie den die gewöhnliche Jodreaction des Plasma zeigenden Fäden anderer Zellen derselben Gewebeart zukommt, und dass jene nicht etwa auf locale Differenzirung der Membransubstanz zurückzuführen sind, ergibt sich in ganz überzeugender Weise aus dem eben geschilderten Verhalten längerer Scheidewände peripherischer

---

[1] Pringsh. Jahrb. Bd. 12, p. 177, Taf. V, Fig. 11.

Stärkezellen von *Avena*, an denen beide Arten von Verbindungsfäden vertreten sind.

Bezüglich des mikrochemischen Verhaltens der Endospermmembranen von *Avena* ist noch zu erwähnen, dass an der Verdickungsmasse der Aleuronzellen die Blaufärbung mittelst Jod und Schwefelsäure sehr leicht zu erzielen ist. Unter denselben Verhältnissen nehmen die Membranen der Stärkezellen, abweichend von dem für *Secale* und *Triticum* angegebene Verhalten, eine hellviolette Färbung mit einem starken Stich ins Röthliche an. Mit Chlorzinkjod kommt eine Farbenreaction überhaupt nicht zu Stande.

4. *Zea Mays.*

Die Aussenwände der Aleuronzellen sind stärker als die übrigen verdickt; die schwächste Verdickung ist an den Innenwänden vorhanden (Fig. 33). Die seitlichen Grenzen der Zellen markiren sich nach dem Aufquellen in Wasser nur dort, wo die primäre Membran der Seitenwände in diejenige der Aussenwände übergeht; sie stellt sich hier als dichte keilförmige Lamelle zwischen den Verdickungen der Aussenwände dar. Die Verdickungsmasse der Aleuronzellen ist völlig homogen, und wegen ihrer grösseren Dichte nicht scharf gegen das Grenzhäutchen abgesetzt. Die den Nucellarzellen angehörenden Inhaltsreste präsentiren sich als continuirlicher körniger Beleg an den äusseren Grenzen der Aleuronzellen. Nach dem Aufquellen in Kali zeigen die Aussenwände der Aleuronzellen einen lamellösen Bau; die seitlichen Grenzen sind jetzt in ihrer ganzen Ausdehnung sichtbar, es tritt jedoch die primäre Membran zwischen den Verdickungen der Aussenwände, mit grösserer Schärfe als auf den übrigen Punkten ihres Verlaufes hervor (Fig. 34). In der Nucellarschicht, die sich in unmittelbarem Contact mit den Aleuronzellen befindet, kommen Zellgrenzen auch nach andauernder Quellung in Kali nicht zum Vorschein.

In der Flächenansicht bietet die Aleuronschicht nach dem Aufquellen im Wasser an den aus unverletzten Zellen bestehenden Partien das Aussehen eines Collenchymgewebes dar. Durch Flächenschnitte freigelegte Scheidewände erscheinen auch nach andauernder Quellung im Wasser völlig homogen. Nach Zusatz

von Kali färben sich die Membranen in ihrer ganzen Dicke intensiv gelb, worauf die primären Wände als sehr feine, unter scharfen Winkeln zusammenstossende Linien sichtbar werden. Die nun folgende Entfärbung schreitet in den gleichmässig quellenden Scheidewänden allmälig in der Richtung von innen nach aussen fort. Auf einem bestimmten Quellungsstadium erscheint daher die jeder Zelle angehörende Verdickungsmasse in zwei Schalen, und zwar mit Bezug auf das Lumen, in eine innere farblose und eine äussere gelbgefärbte differenzirt; erstere wird von dem jetzt scharf hervortretenden Grenzhäutchen abgeschlossen. An der in Kali quellenden Verdickungsmasse werden weder Schichten noch Streifen sichtbar.

In freigelegten Scheidewänden markirt sich eine streifige Structur, freilich in sehr schwacher Ausprägung, nach der Durchtränkung derselben mit stark concentrirter Jodkaliumjodlösung, wobei auch die primären Wände als hellere Linien zwischen den gelblich gefärbten Verdickungsmassen sichtbar werden. Bei nachträglichem Zusatz von Schwefelsäure präsentiren sich diese Streifen sofort als von protoplasmatischer Substanz erfüllte Canäle. Sie treten, bevor noch die Verdickungen der Scheidewände eine blaue Färbung angenommen haben, als intensiv braun gefärbte, von homogener Substanz gebildete, die Membranen in ihrer ganzen Dicke durchsetzende Stäbchen hervor. Mit dem Eintritt der Blaufärbung vergrössern sich die zwischen den Stäbchen vorhandenen Interstitien, wodurch die Prägnanz des betreffenden Structurbildes noch mehr verschärft wird. Die in den Verbindungscanälen vorhandene Füllmasse betheiligt sich, wie es für mich den Anschein hat, nur in sehr geringem Grade an der in radialer Richtung erfolgenden Quellung der Membran. Dies hat zur Folge, dass auf späteren Quellungsstadien der ganze Complex der Verbindungsfäden sich innerhalb der aufgequollenen Verdickungsmassen befindet und dadurch die Enden ersterer ausser Contact von den etwa vorhandenen Inhaltskörpern gebracht werden (Fig. 35 *a*). An der gegen das Lumen vorgequollenen Verdickungsmasse zeichnet sich das Grenzhäutchen mit sehr grosser Schärfe. Die gegen Kali auffallend resistenten Verdickungsmassen werden von der Schwefelsäure rasch weggelöst, worauf die Mittellamellen

sammt den dieselben durchsetzenden Verbindungsfäden sich n der in Fig. 35 *b* dargestellten Weise präsentiren. Jetzt erscheint die Substanz der Verbindungsfäden nicht mehr homogen, sondern körnig. Auf noch späteren Stadien der Säurewirkung zerfallen die Verbindungsfäden in sehr kleine, sich unregelmässig zu beiden Seiten der längere Zeit sichtbar bleibenden Mittellamellen vertheilende Körnchen.

Für die zwischen Aleuron- und peripherischen Stärkezellen befindlichen Scheidewände habe ich positive Daten bezüglich des Vorhandenseins von Verbindungsfäden nicht gewinnen können, und ebenso wenig ist es mir gelungen, Näheres über die feineren Structurverhältnisse der noch dünneren Membranen im stärkehaltigen Theil des Endosperms zu ermitteln. Auf Gründe der Analogie gestützt, stehe ich nicht an, wenigstens für die ersteren, das wirkliche Vorhandensein der fraglichen Structuren anzunehmen, die mittelst der angewandten Methode entweder gar nicht oder doch nur sehr schwer sichtbar zu machen sein dürften.

Eine Anordnung peripherischer Zellen des Endosperms in radial orientirte Reihen ist nicht vorhanden. Bezüglich der übrigen topographischen Verhältnisse stimmt das Endosperm mit demjenigen von *Triticum* überein.

5. *Hordeum vulgare.*

Die Mehrschichtigkeit der von den Aleuronzellen gebildeten Zelllage, deren Höhe von Stelle zu Stelle variirt, kommt durch nachträgliche Theilung anfänglich in einer einfachen Schicht angeordneter Elemente mittelst perikliner Wände zu Stande. In den äusseren Zellschichten combiniren sich derartige Theilungen oft noch mittelst solcher in antikliner Richtung. Hier und da wird das Endosperm nach aussen von ungetheilt gebliebenen Aleuronzellen begrenzt (Fig. 35, 37). Die seitlichen Grenzen der Nucellarzellen werden erst nach dem Aufquellen der Schnitte in Kali sichtbar. Auf diese Weise lässt sich auch das Vorhandensein der Zwischenmasse feststellen. Es tritt dieselbe in drei- oder viereckigen Zwickeln hervor, je nach der Lage dieser über der convex vorgewölbten Aussenwand der äussersten Aleuronzellen oder den betreffenden Scheidewänden der Quellungspräparate.

In solchen markiren sich die primären Wände und Grenzhäutchen sehr deutlich, erstere als in den Zellkanten etwas verdicktes Netz. Bei der Einwirkung von Kali auf Flächenschnitte durch die Aleuronschicht kommen in der anfänglich gleichmässig gelb gefärbten Verdickungsmasse der Scheidewände mit dem Eintritt der stärkeren Quellung farblose linsenförmige Zonen zum Vorschein, die deutlich eine lamellöse Structur erkennen lassen. Auf späteren Stadien der Quellung geht diese Structur auch auf die Zellkanten über. Es erscheint nun die Membran, mit Bezug auf das Lumen, in eine innere gelblich gefärbte, fast homogene, vom Grenzhäutchen abgeschlossene und eine äussere farblose, aus scharf gegeneinander abgesetzten Lamellen bestehende Schale differenzirt. Es erinnert dies an bereits für Secale besprochene Befunde; hier sind jedoch an der äusseren Zone der aufquellenden Verdickungsmasse Lamellen nicht sichtbar. Bei andauernder Quellung gewinnt die farblose Zone in demselben Maasse an Dicke, als sich diejenige der inneren verringert. Schliesslich erscheint die Membran ringsum gleichmässig lamellös; das Grenzhäutchen markirt sich als innere Begrenzung des Lamellencomplexes, besonders scharf nach begonnener Verquellung des letzteren. Die primären Membranen sind resistenter als bei *Secale* und *Triticum*, da ihre Mittellamellen als sehr feine Linien erst längere Zeit nach dem Erscheinen der linsenförmigen Zonen in den aufquellenden Scheidewänden sichtbar werden. Die Darstellung der Verbindungsfäden mittelst Jodschwefelsäure gelingt ziemlich leicht, zumal nach stärkerer Jodimbibition. Sie besitzen gegenüber denjenigen von *Zea* und *Avena* eine viel grössere Feinheit, so dass das betreffende Structurbild fast demjenigen von Secale und Triticum entspricht.

Während der Quellung der Verdickungsmassen kommt eine ziemlich beträchtliche Verlängerung der Fäden zustande, ohne dass dadurch Zerreissungen derselben bewirkt würden. Es gelang nicht allein der Nachweis von Verbindungsfäden in den Scheidewänden benachbarter Aleuronzellen, sondern auch in denjenigen zwischen Aleuron- und Stärkezellen, nur bleibt der die Verdickung letzterer durchziehende Theil des betreffenden Fadencomplexes nicht solange als der der Aleuronzelle angehörende sichtbar. Auffallend ist es, dass trotz der so deutlichen

Ausprägung der Verbindungsfäden in Jodschwefelsäure-Präparaten, eine diesen entsprechende Streifung in den in Kali aufquellenden Scheidewänden nicht sichtbar wird.

Die peripherischen Stärkezellen verbinden sich mit den Aleuronzellen zu deutlich hervortretenden, radiär verlaufenden Reihen. Bezüglich ihrer Structur bieten die Membranen der Stärkezellen, gegenüber den im Vorhergehenden besprochenen, einige nicht unwesentliche Verschiedenheiten dar. Beim Beginn der in Wasser gleichmässig verlaufenden Quellung treten die primären Wände sehr scharf hervor; sie zeichnen sich mit zwei Contouren. Auf diese folgt nach den Nachbarzellen zu je eine von den Grenzhäutchen abgeschlossene, ziemlich dichte Verdickungsmasse. Die Streifen markiren sich besonders deutlich in der primären Membran, die eine etwas geringere Dichte als die Verdickungsmasse besitzt, in welche sich diese Structur mit etwas geringer Schärfe fortsetzt. Dies ist besonders deutlich an solchen sich gelegentlich vorfindenden Scheidewänden zu constatiren, an denen die Quellung, aus irgend einer nicht näher bekannten Ursache, bei directer Wasserbehandlung oft sehr langsam verläuft. Auf späteren Quellungsstadien spaltet sich die primäre Membran in zwei Lamellen; zwischen diesen wird nun die Mittellamelle als etwas dichtere, sehr feine Linie sichtbar. Hierbei verringert sich die Dichte der Verdickungsmasse, in der die Streifung allmälig undeutlich wird. Letztere bleibt mit nach und nach abnehmender Schärfe längere Zeit noch in der primären Membran sichtbar. Mit dem Eintritt dieses Zustandes markirt sich das Grenzhäutchen noch deutlicher als beim Beginn der Wassereinwirkung. Gegen Jod, resp. Jod und Schwefelsäure verhalten sich die Streifen fast indifferent. Mit Chlorzinkjod lassen sich an den Membranen des Endosperms charakteristische Reactionen nicht hervorrufen. Mit Jod und Schwefelsäure erhält man an der Verdickungsmasse der Aleuronzellen die gewöhnliche Cellulosereaction, während diejenige der Stärkezellen eine ziemlich intensive violette Färbung annimmt.

An der Aussenseite des Scutellums befindet sich ein einschichtiger Beleg von Endospermzellen, von denen die in der Nähe der Seitenkante des ersteren befindlichen inhaltführend sind. Der Übergang der in mehrschichtiger Anordnung befind-

lichen Aleuronzellen in diese einfache Zelllage erfolgt nicht unmittelbar an der Seitenkante des Scutellums, sondern in wechselnder Entfernung von dieser. Es hängt dies von dem Grade der seitlichen Ausbreitung der an der Innenseite des Endosperms von obliterirten Zellen gebildeten Zone ab, deren äussere Begrenzung von in einschichtiger Lage auftretenden Aleuronzellen gebildet wird.

II. Verhalten der Aleuronzellen bei der Keimung.

Das zur Untersuchung des in Resorption begriffenen Endosperms verwendete Material wurde durch Einlegen auf verschiedenen Stadien der Keimung befindlicher Früchte in absolutem Alkohol gewonnen. Diese vorbereitende Behandlung erleichtert sehr wesentlich die Anfertigung der Schnittpräparate. Letztere wurden nach dem Abspülen in Wasser theils in Glycerin, theils in Wasser unter Zusatz von Reagentien näher untersucht.

Secale cereale. Die Entleerung der Aleuronzellen, deren aus Cellulose bestehende Verdickungsmasse als Reservestoff fungirt, fällt in ein relativ spätes Keimungsstadium und beginnt erst längere Zeit nach erfolgter Verflüssigung der Membranen der äussersten Stärkezellen, wodurch der Gewebeverband zwischen dem noch unveränderten inneren Kern des Endosperms und den Zellen der Aleuronschicht aufgehoben wird. Es bieten jedoch die Membranen der Aleuronzellen, bevor noch die in der peripherischen Resorptionszone befindlichen Stärkekörner die bekannten Corrosionen erkennen lassen, eine gegenüber dem Ruhestadium wesentlich veränderte Structur dar. Es erscheint nämlich ihre Verdickungsmasse an den Aussen- und Innenwänden, ferner im mittleren Theil der Scheidewände in Partien von abwechselnd grösserer und kleinerer Dichte differenzirt. Die dichteren Theile stellen sich als feine, die betreffenden Membrantheile in senkrechter Richtung durchziehende Stäbchen dar, die sich in den Aussen- und Innenwänden continuirlich von den äusseren, resp. inneren Zellgrenzen bis an das Grenzhäutchen erstrecken, und seitlich im optischen Durchschnitt quadratische oder rechteckige, aus weicher Substanz bestehende Felder begrenzen. Letztere entsprechen den resorbirten Mem-

branstellen (Fig. 14). Ein ganz ähnliches Structurbild zeigen auch die mittleren Theile der Scheidewände, nur findet man hier ausser durchgehenden Stäbchen auch noch solche, die in wechselnder Entfernung von der primären Membran oder an dieser selbst endigen. Stellenweise schreitet die Resorption so ungleichmässig fort, dass man den Eindruck erhält, als wäre eine Anzahl von Stäbchen miteinander seitlich verschmolzen (Fig. 14, der mittlere Theil der dargestellten Scheidewand). Der Umstand, dass die Bildung der Stäbchen sich auch auf die Aussenwände erstreckt, ist insoferne von Wichtigkeit, als hieraus der sichere Schluss gezogen werden kann, dass zwischen der fraglichen Structur und derjenigen, die sich aus dem Vorhandensein der Verbindungsfäden ergibt, eine nähere Beziehung nicht vorhanden ist.

Die Dichte der Stäbchen entspricht derjenigen der früher vorhanden gewesenen Verdickungsmasse; diese stellen somit noch nicht resorbirte Reste der letzteren dar. Mit fortschreitender Resorption verringert sich mehr und mehr die Dicke der Stäbchen, bis diese gänzlich verschwinden, so dass von einem gewissen Stadium an, von der früheren Verdickungsmasse an den besagten Stellen nur das Grenzhäutchen im anscheinend unveränderten Zustand vorhanden ist. Die Resorption der an den Zellkanten befindlichen Verdickungsmasse gelangt ziemlich spät, und zwar kurz vor gänzlicher Erschöpfung des Inhalts zum Abschluss. Die streifige Structur der Innenwände setzt sich hierbei eine kurze Strecke auf die Zellkanten fort; auf den übrigen Punkten kommt die Resorption in der Regel durch eine allmälig von innen nach aussen fortschreitende Auflösung der betreffenden Verdickungsmassen zu Stande. Der in Figur 15 dargestellte Zustand lässt dieses ungleiche Verhalten deutlich erkennen. Sehr selten erfolgt die Resorption des äusseren an den Zellkanten befindlichen Theiles der Verdickungsmasse unter Bildung von Stäbchengruppen (Fig. 16, die Scheidewand links). Auf noch späteren Stadien präsentiren sich die an den Zellkanten befindlichen Reste der Verdickungsmasse als sehr verschiedenartig gestaltete, in das Lumen der Zellen hineinragende Verdickungen der sehr deutlich hervortretenden primären Wände; das Grenzhäutchen ist als faltige, den Inhalt ein-

schliessende sackförmige Hülle sichtbar (Fig. 16, 18). Den Figuren 16 und 18 entspricht als Durchschnittsansicht Figur 19; in dieser präsentiren sich die an den Zellkanten noch vorhandenen Membranreste als drei- oder viereckige, von den scharf hervortretenden primären Membrantheilen durchzogene Zwickel. Die von jenen seitlich begrenzten, durch Resorption der inneren Theile der Scheidewände entstandenen Interstitien zwischen den Grenzhäutchen benachbarter Zellen lassen auch nicht die geringste Andeutung einer auf Streifung beruhenden Structur erkennen; sie erscheinen vielmehr, wenn man von den noch hier und da hervortretenden Theilen der primären Wände absieht, von einer sehr weichen, völlig hyalinen, sich gegen Jod indifferent verhaltenden Substanz erfüllt. Es weist dieses Verhalten darauf hin, dass nach erfolgter Resorption des mittleren, von den Verbindungsfäden durchzogenen Theiles der Scheidewände die Zellen der Aleuronschicht gegeneinander, noch vor gänzlicher Entleerung ihres Inhaltes individualisirt sind, mögen nun die früher vorhanden gewesenen Verbindungsfäden in den Inhalt derselben eingezogen, oder gleichzeitig mit den sie einschliessenden Membrantheilen resorbirt werden.

Das in Figur 17 nach einem Kalipräparat dargestellte Bild entspricht, da an zwei Scheidewänden die stäbchenartige Differenzirung noch sichtbar ist, einem etwas früheren Stadium als das zuletzt beschriebene. Die Abhebung des Grenzhäutchens von den noch vorhandenen Membranresten erfolgte erst nach dem Zusatz von Kali, und dürfte wahrscheinlich durch das Aufquellen der aus der Membran hervorgegangenen Resorptionsproducte bewirkt worden sein. In meinen Alkoholpräparaten erscheint der Inhalt auf Stadien, die der Figur 16 entsprechen, gegenüber denen beim Beginn der Resorption der Membranen, in quantitativer Beziehung nur wenig verändert; es weist dies darauf hin, dass die inzwischen und überhaupt bis dahin erfolgte Resorption des Inhaltes auf ein sehr geringes Mass beschränkt blieb. Irgend welche Veränderungen am Zellkern sind nicht nachweisbar; er nimmt mit Methylgrünessigsäure behandelt, eine ebenso intensive Tinctionsfärbung wie beim Beginn der Keimung an. Auf dem Stadium der Figur 20 präsentiren sich die Aleuronzellen auch in der Längsansicht als sehr dünnwandige

Zellen, deren Membran nach erfolgter Resorption der Verdickungsmasse vom Grenzhäutchen gebildet wird. Von der primären Membran der Seitenwandungen sind nur die äusseren, gegen Kali resistenteren Abschnitte sichtbar. Die innere Grenze der Zwischensubstanz markirt sich jetzt als sehr scharfe Contourlinie, welche nach aussen einen von sehr weicher Substanz erfüllten, sich continuirlich über die primären Membranen der Aussenwände der Aleuronzellen erstreckenden Zwischenraum begrenzt. Diese Veränderung, die sich übrigens auch auf früheren Stadien bemerkbar macht, dürfte wohl mit der Quellung einer an der betreffenden Stelle befindlichen, sehr dünnen Lamelle zusammenhängen. Letztere gehört vermuthlich der primären Membran an. Da schwache Zerrungen der Präparate weder eine Ablösung der Aleuronzellen noch ihre Isolirung herbeiführen, so ergibt sich hieraus, dass die seitlichen und über den Aussentheilen der Grenzhäutchen befindlichen Interstitien von einer optisch direct nicht wahrnehmbaren Zwischensubstanz erfüllt sind. Dieselbe ist auch durch Färbungen nicht nachweisbar. Der Inhalt präsentirt sich jetzt im Zustande einer sehr starken Schrumpfung. In manchen Zellen besitzt derselbe eine gleichmässige körnige Beschaffenheit, in anderen finden sich ausser den kleinen, noch grössere, Vacuolen einschliessende Körner vor, die sich mit Jod intensiv braun färben. Näheres über ihre Herkunft wurde nicht ermittelt. Die geschrumpften Inhaltsreste erscheinen in der Regel ganz farblos. An manchen derselben tritt eine blaue Färbung hervor; diese ist entweder diffus, oder auf einzelne Stellen unregelmässig vertheilt. Auf noch späteren Stadien der Resorption lösen sich die nur spurenhaften Reste des früheren Inhaltes führenden oder gänzlich entleerten Aleuronzellen sehr leicht von der Samenschale ab; man kann dieselben nun in grösseren Complexen als flach ausgebreitete Zellschichten zur Untersuchung erhalten (Fig. 21). Nach den der Figur 21 entsprechenden Bildern zu urtheilen, erfolgt auf dem betreffenden Stadium eine stärkere Dehnung der Grenzhäutchen, wodurch dieselben mit einem Theile ihrer Aussenflächen in gegenseitigen Contact kommen. So lange überhaupt noch Inhaltsreste vorhanden sind, lassen sich mit Methylgrünessigsäure die Zellkerne nachweisen. Gegenüber früheren Stadien präsentiren sie

sich jetzt als stark zusammengeschrumpfte, vacuolisirte Gebilde, deren sehr schwach tingirbare Substanz auf eine dünne peripherische Schicht reducirt ist. — Bezüglich der Frage, betreffs des weiteren Verhaltens der Grenzhäutchen nach erfolgter Resorption des Inhaltes, liegen mir entscheidende Befunde nicht vor.

Triticum vulgare verhält sich so übereinstimmend mit *Secale*, dass die im Vorhergehenden gegebene Darstellung auch auf dieses Object bezogen werden kann.

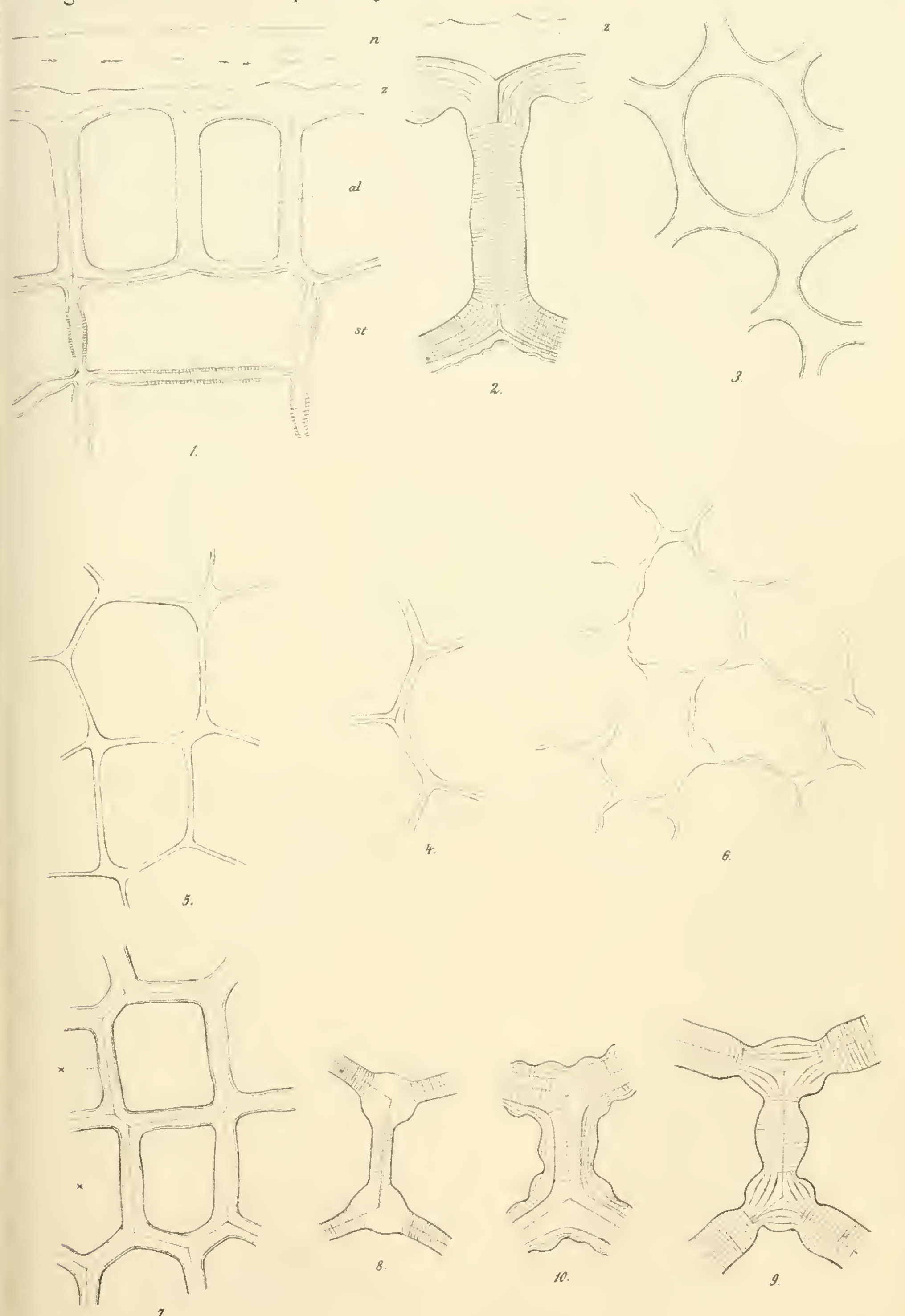
Zea Mays. Zur Untersuchung lagen sehr stark eingeschrumpfte Früchte vor. Im stärkehaltigen Theil des Endosperms erstreckte sich die Resorption nicht allein auf die dem Scutellum zugewandte Seite, sondern auch auf einige unter der Aleuronschicht befindliche Zelllagen. Die Innenwände der Aleuronzellen waren gegen die peripherischen Stärkezellen, zumal solche mit stärker resorbirtem Inhalt, convex vorgewölbt. Die quantitativen Verhältnisse des Inhaltes der Aleuronzellen variirten je nach der in den Einzelfällen differenten Structur der Innenwände ersterer. Am inhaltsreichsten erwiesen sich Aleuronzellen mit anscheinend unveränderten Innenwänden. Dies bezieht sich auch auf Aleuronzellen, deren Innenwand die für *Secale* beschriebene Differenzirung in dichte Stäbchen und dazwischen liegende weiche Partien erkennen liess. Die ausgiebigere Entleerung der Aleuronzellen scheint erst nach Resorption der Stäbchen zu beginnen, da an jenen Elementen, deren innere Begrenzung von dem der Innenwand angehörenden Theil des Grenzhäutchens gebildet war, eine bereits erfolgte Abnahme der Inhaltsmenge mit Sicherheit constatirt werden konnte. Den Keimungsagentien gegenüber zeigen die Membranen der Stärkezellen eine grosse Resistenz, da an denselben selbst innerhalb sehr stark resorbirter Zonen sich keine weiteren Veränderungen bemerkbar machen, als solche, die durch eine etwas stärkere Quellung bedingt sind. In den peripherischen Schichten des Endosperms zeigen die Membranen der betreffenden Zellen, auf späteren Stadien der Keimung, eine sehr deutlich hervortretende Wellung.

Hordeum vulgare. Die Entleerung des Inhaltes der Aleuronzellen und die Resorption ihrer Membranen beginnt in einem Stadium, auf dem die peripherische Zone des von den Stärke-

zellen gebildeten Complexes durch die inzwischen auch auf diese übergegangene Resorption in mehr oder weniger hohem Grade verändert erscheint. An den Stellen, wo die Aleuronschicht aus mehreren Zelllagen zusammengesetzt ist, schreitet die Resorption in der Richtung von innen nach aussen fort. Die Auflösung der zwischen den primären Membranen und Grenzhäutchen vorhandenen Verdickungsmassen erfolgt unter Bildung von Stäbchen, die sich jedoch nicht so scharf wie bei *Secale* und *Triticum* markiren. Hierbei zeigen die an den Zellkanten befindlichen Verdickungsmassen dasselbe Verhalten wie diejenigen, die den zwischen denselben verlaufenden Theilen der Scheidewände angehören. Nur spurenhafte Inhaltsreste führende Aleuronzellen bilden einen mehrschichtigen Beleg im gegenseitigen Contact befindlicher, sehr dünnwandiger Blasen. Letztere werden von dem den Keimungsagentien widerstehenden Grenzhäutchen der betreffenden Zellen gebildet. Auf Zwischenstadien befinden sich die scharf hervortretenden Grenzhäutchen der Aleuronzellen innerhalb der Maschenräume des von den primären Membranen gebildeten Netzes, von diesen durch Interstitien getrennt, in denen sich eine hyaline, sehr schwach lichtbrechende Substanz vorfindet.

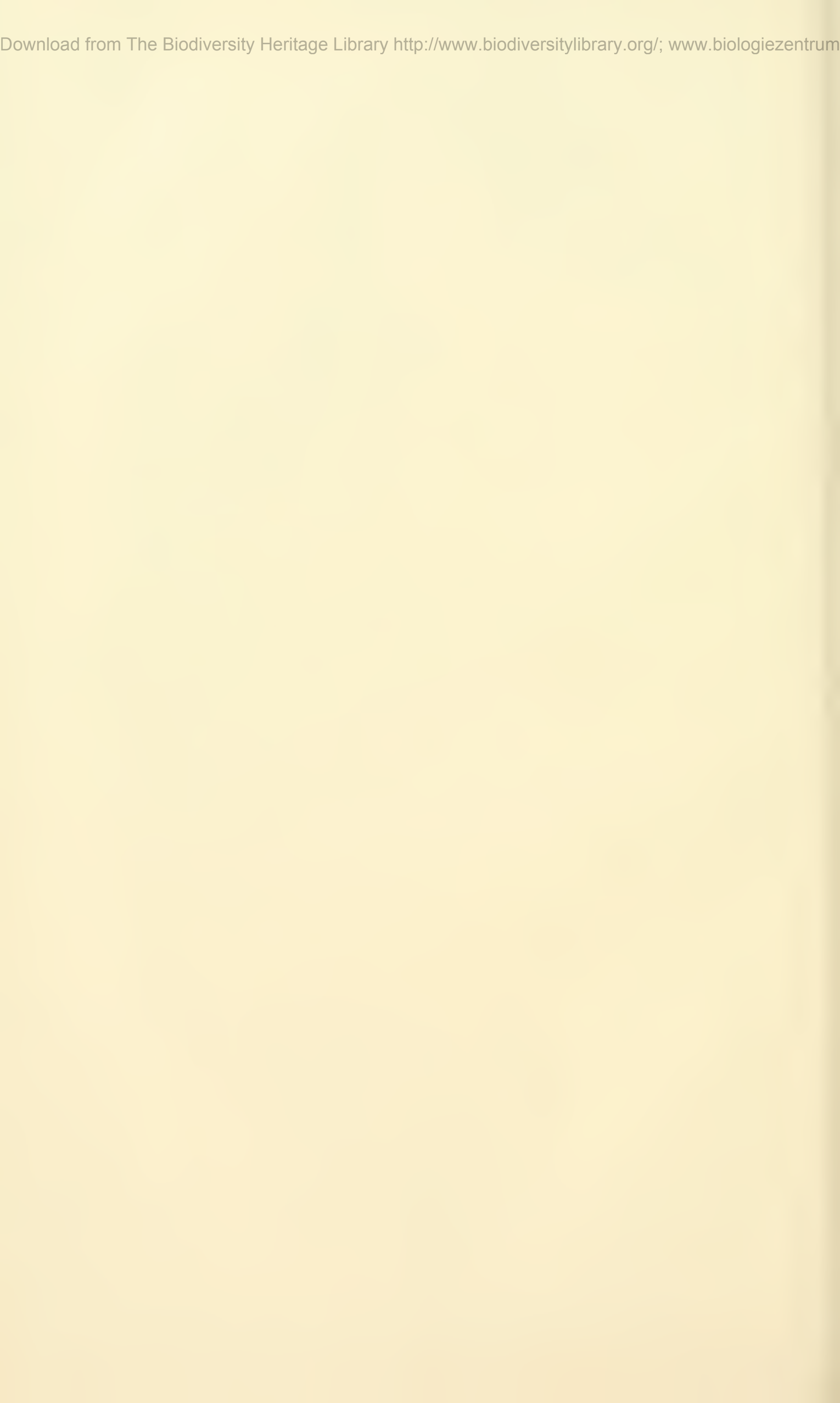
III. Physiologische Betrachtungen.

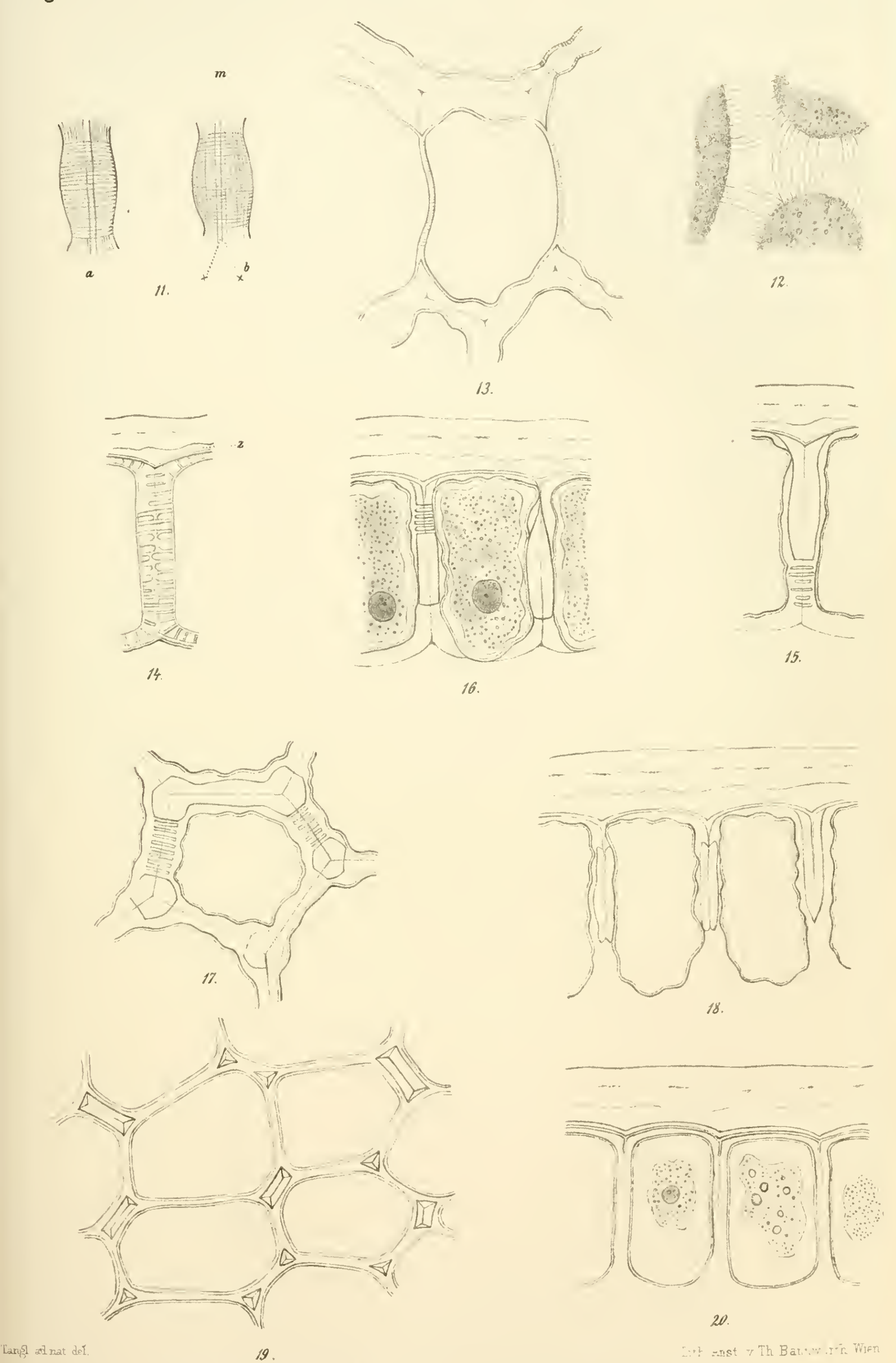
Obwohl die im Vorhergehenden dargelegten Ergebnisse sich nur auf eine ganz kleine Anzahl von Arten beziehen, so kann ich nicht umhin diese als ausreichend anzusehen, um an diese einige physiologische, die Aufsaugung des Endosperms der Gramineen bei der Keimung betreffende Erörterungen zu knüpfen. Hierfür glaube ich in erster Linie die Thatsache theoretisch verwerthen zu müssen, dass die Resorption des aus Stärkezellen bestehenden Theiles des Endosperms, nachdem dieselbe an der dem Scutellum zugewandten Seite begonnen hat, auf späteren Stadien der Keimung auf die peripherischen Zellen derselben Art übergeht. Darnach muss angenommen werden, dass von einem gewissen Keimungsstadium an nicht nur das Scutellum, sondern auch die Aleuronzellen sich an der Verflüssigung der in den Stärkezellen enthaltenen Reservestoffe betheiligen. Da die Veränderungen, welche die Membranen und Stärkekörner innerhalb



Tangl ad nat. del.

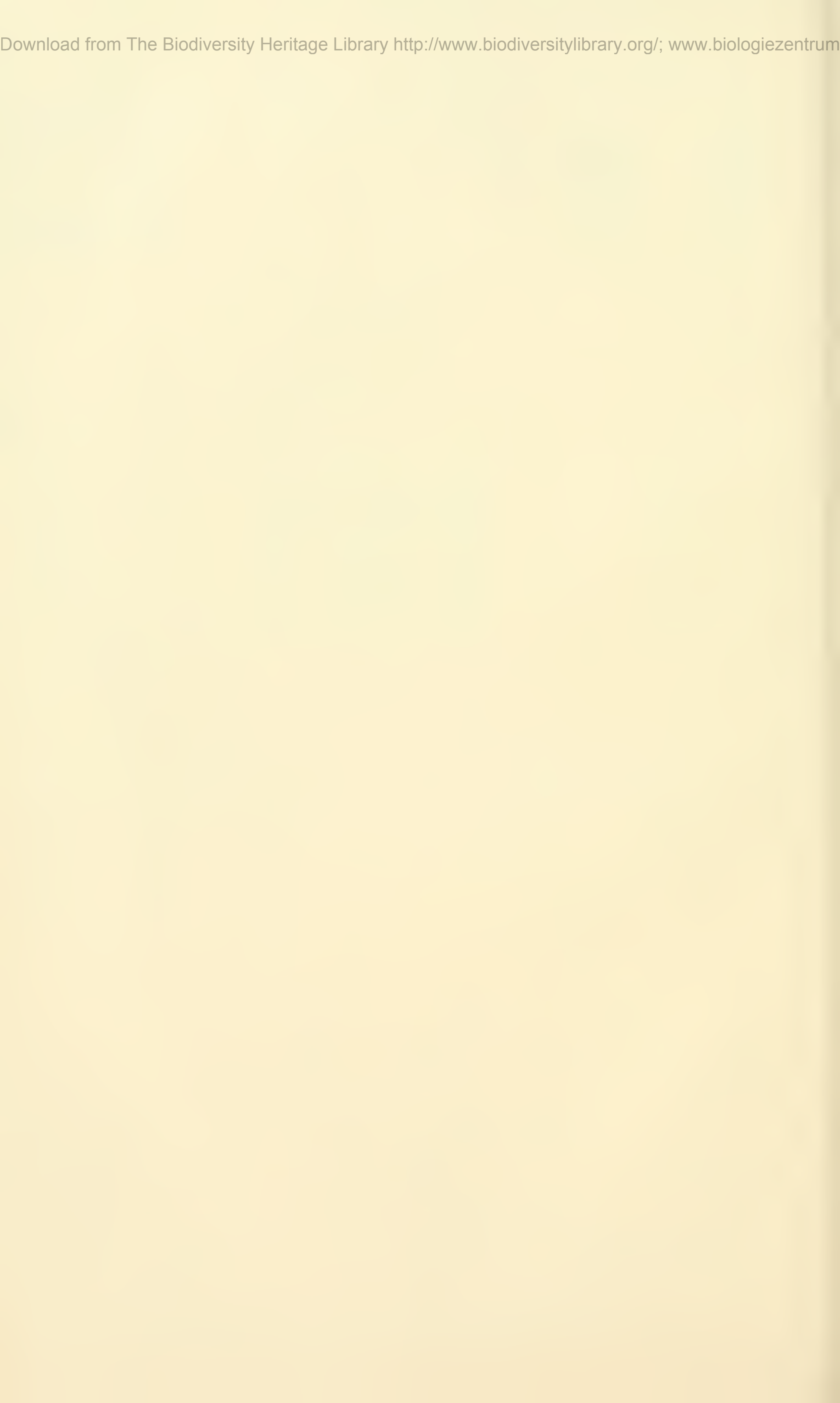
Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

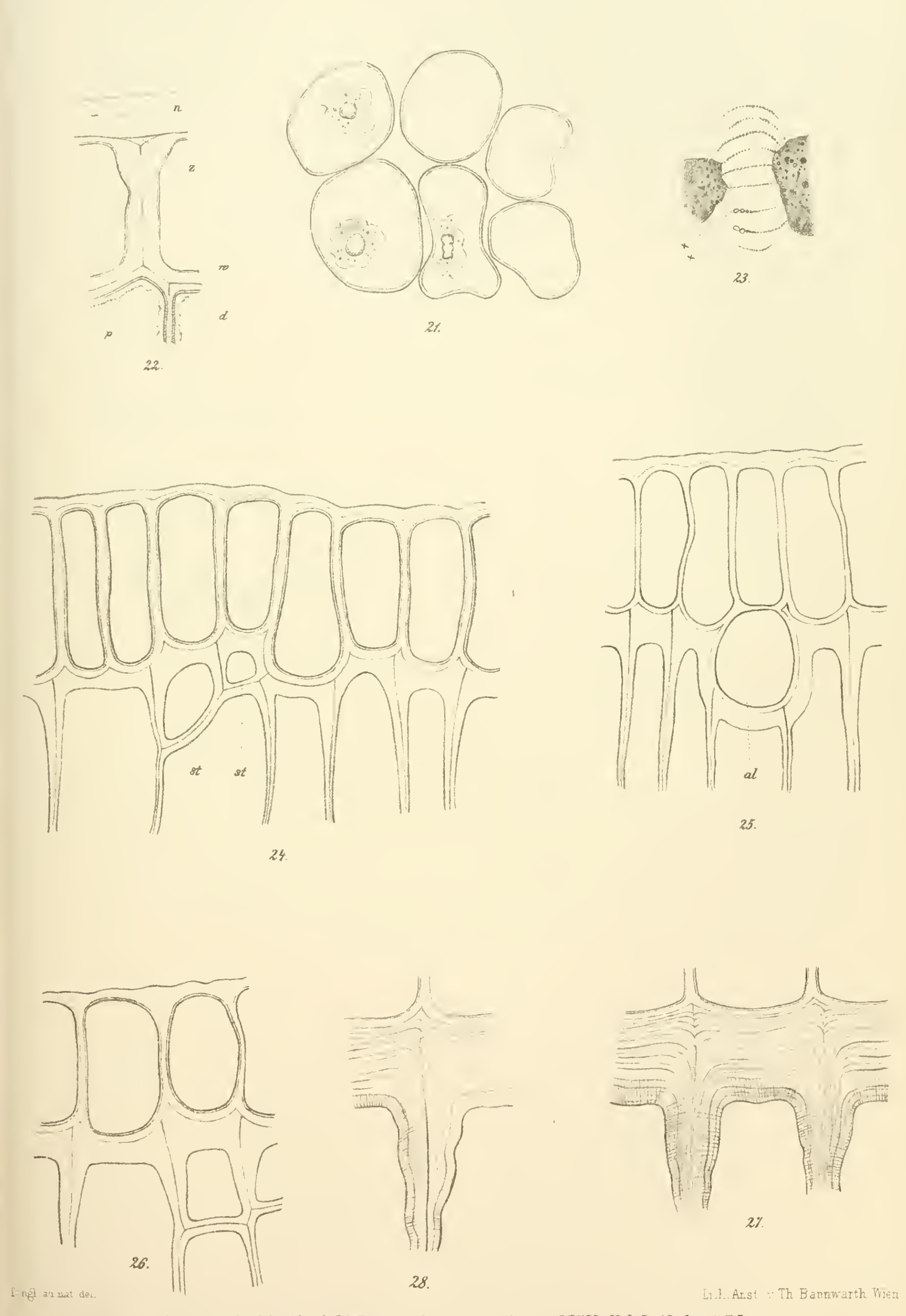




Tangl ad nat. del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien





Tangl ad nat. del. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien




Taf. IV.

29.

30.

31.

32.

w

33.

34.

36.

st

st

st

st

35.

a

b

37.

st

st

st

st

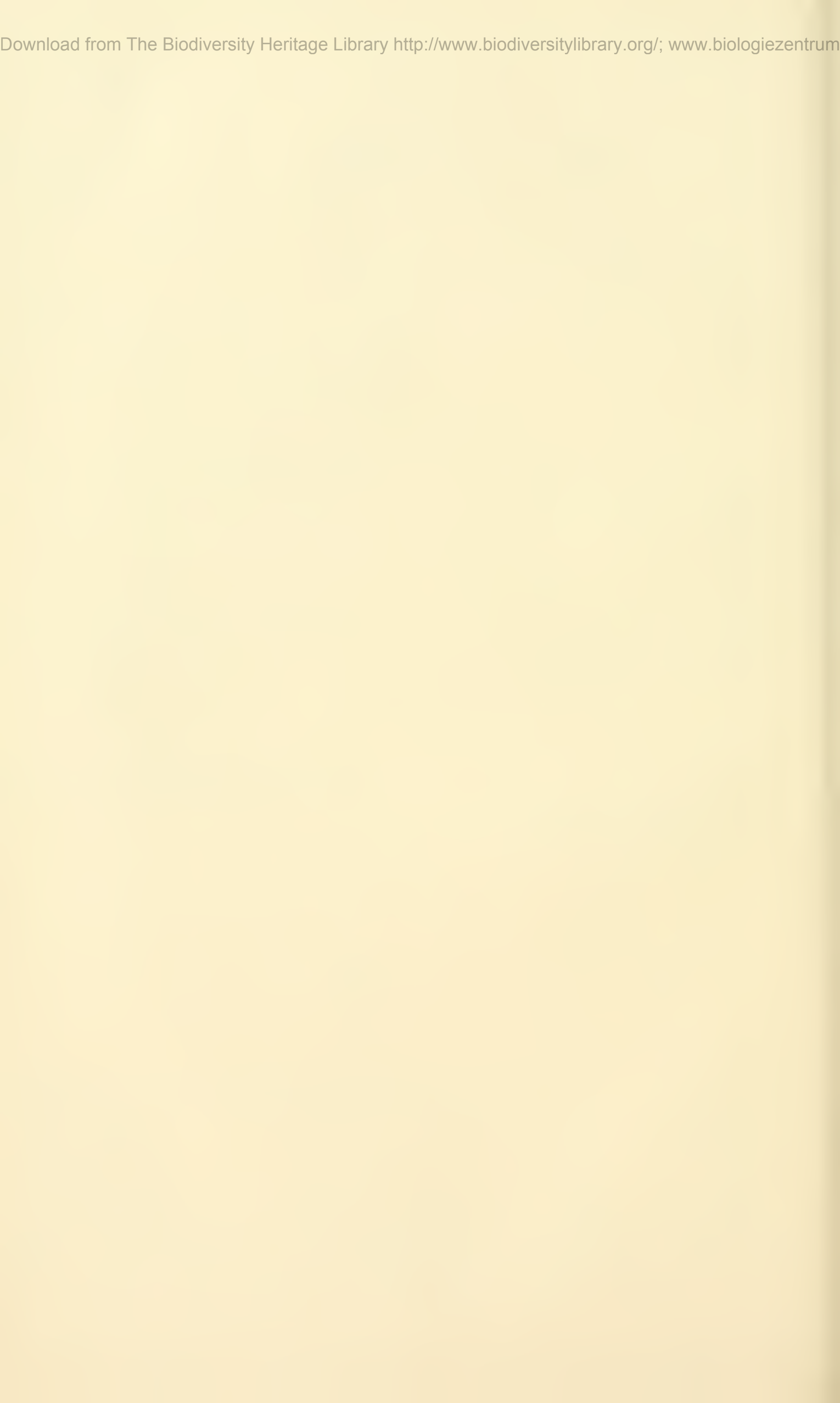
st

st

st

Tangl ad nat. del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien



der ganzen Resorptionszone erfahren, einen durchaus übereinstimmenden Charakter erkennen lassen, so liegt wohl der Schluss am nächsten, dass von den Aleuronzellen, noch vor Beginn der Entleerung ihres Inhaltes, in die angrenzenden Stärkezellen fermentartige Stoffe ausgeschieden werden, durch welche die Auflösung der Stärkekörner und, wie bei *Secale*, *Triticum* und *Hordeum*, zugleich auch die Verflüssigung der Membranen der betreffenden Zellen bewirkt wird. Mit dieser Function der Aleuronzellen steht offenbar im directen Zusammenhange das Vorhandensein des aus diesen in die peripherischen Stärkezellen sich erstreckenden, diesen beiden Zellenarten gemeinsamen Systems von Verbindungsfäden, durch welche der rasche Austritt der zur Abscheidung gelangenden Fermentstoffe ermöglicht wird. — Krauch[1] fand, dass grössere Mengen einer diastatisch wirkenden Substanz im ruhenden Embryo der Maisfrüchte vorhanden sind, während dieselben dem Endosperm fast gänzlich fehlen. Durch diesen Befund, in Verbindung mit der Thatsache, dass die Activirung der im Endosperm der Gramineen enthaltenen Reservestoffe nur bei vorhandenem Contact mit dem Embryo zu Stande kommt, wird eine denkbare Möglichkeit, dass aus den Aleuronzellen bereits im Ruhestadium vorhanden gewesene Fermentstoffe zur Abscheidung gelangen, widerlegt. Dieselbe Erwägung führt ferner ganz ungezwungen zur Auffassung, dass die vom Scutellum secernirten Fermente nicht allein in dem stärkehaltigen Theile des Endosperms, sondern auch behufs später erfolgender Abscheidung auch in die Aleuronzellen eindringen. Ob der Eintritt der betreffenden Fermentstoffe an der Contactfläche inhaltführender Endospermzellen mit dem Gewebe des Scutellums oder an den Aleuronzellen erfolgt, durch die die Zone obliterirter Zellen des Endospermkörpers seitlich begrenzt wird, sind Fragen, die mit den vorhandenen Hilfsmitteln nicht entschieden werden können. Da aber der Eintritt der Fermentstoffe in die Aleuronzellen auf alle Fälle sich nur in einer örtlich begrenzten Zone in der Nähe des Scutellums vollziehen kann, so muss hieraus gefolgert werden, dass eine Übertragung der-

[1] Landwirth. Versuchsstationen, Bd. 23. S. 96. Ich citire nach Detmer, Vergleichende Phys. des Keimungsprocesses, 1880, pag. 319.

selben von Zelle zu Zelle, von den Eintrittsstellen aus, auf den ganzen übrigen Theil des betreffenden Gewebes zu Stande kommt. Dass hierbei den Verbindungsfäden, mit denen die Scheidewände der Aleuronzellen ausgestattet sind, wie dies auch bereits von Gardiner [1] hervorgehoben wird, eine ganz eminente Bedeutung zukommen muss, ist eine naheliegende Deutung des anatomischen Befundes, die näher zu begründen wohl kaum nöthig sein dürfte.

Die Frage, ob diesen Verbindungsfäden auch noch eine unmittelbare Bedeutung für die Überführung der in den Aleuronzellen enthaltenen Reservestoffe einzuräumen wäre, müsste wohl nur im negativen Sinne beantwortet werden, und zwar auf Grund der Erfahrung, dass auf einem späteren Stadium die bisher vorhanden gewesene offene Communication zwischen diesen Zellen, durch die Einziehung der Verbindungsfäden aufgehoben wird, und dadurch die Möglichkeit einer Fortleitung der Lösungsproducte von Zelle zu Zelle, bis an die Contactstelle zwischen den peripherischen Endospermzellen und dem Scutellum entfällt. Einige der im Vorhergehenden geschilderten Befunde leiten vielmehr zum Schluss, dass, wenigstens auf späteren Stadien, die gelösten Reservestoffe der Aleuronzellen durch die Grenzhäutchen in die nächste Umgebung ersterer austreten, und hierauf zusammen mit den Lösungsproducten des stärkehaltigen Theiles des Endosperms, durch das Epithel des Scutellums aufgesaugt werden. Eine mittelbare Bedeutung kommt für den Verlauf der betreffenden Vorgänge der durch das Vorhandensein von Verbindungsfäden bedingten Structur der Membran jedoch insoferne zu, als sich hieraus ein die Durchlässigkeit erhöhender, discontinuirlicher Zustand des Grenzhäutchens ergibt. Die analoge Structur der Membranen der Stärkezellen dürfte zumal in den Fällen, wo dieselben sich unter dem Einfluss der Keimungsagentien rasch verflüssigen, gleichfalls nur eine temporäre Bedeutung besitzen, die wohl kaum über das Stadium des Eintrittes der Fermente in diese Zellen hinausreicht.

Dasjenige, was sich aus Vorstehendem für die Physiologie überhaupt ergibt, kann dahin zusammengefasst werden, dass

[1] Arbeiten des bot. Institutes in Würzbug, III. Bd., 1. Heft, pag. 87.

ausser der ernährungsphysiologischen Bedeutung, welche dem Endosperm in seinen sämmtlichen Theilen zukommt, die Aleuronschicht noch ausserdem an eine Function angepasst ist, die ihr den Charakter eines in der Peripherie desselben ausgebreiteten fermentleitenden Gewebemantels verleiht, durch den die Einwirkung des Scutellums auf die Reservestoffbehälter auf weite Distanzen hin übertragen wird. Dies wäre die Hauptfunction der betreffenden Zellschicht, die sich bis zum Stadium erstreckt, auf dem die Aufsaugung der in dieser vorhandenen Reservestoffe beginnt. Bis dahin entspricht dieselbe in functioneller Beziehung einer peripherischen Ausbreitung des die Fermentstoffe ausscheidenden Scutellargewebes, dessen wirkliche Oberflächenvergrösserung, so sehr dieselbe für den raschen Verlauf der Resorption von Vortheil sein würde, doch offenbar mit dem Princip der Material- und Raumersparung zu Gunsten der Reservestoffbehälter collidiren müsste. Dass ferner bei den gegebenen Bauverhältnissen des Endosperms der Verlauf der Resorption, die nicht nur vom Scutellum aus in die einzelnen Querzonen des aus Stärkezellen bestehenden Theiles desselben vorrückt, sondern auch unter mittelbarer Betheiligung der Aleuronzellen von der Peripherie her zu Stande kommt, ein ganz rationeller ist, ergibt sich aus der Erwägung, dass hierdurch den vom Scutellum abgeschiedenen Fermentstoffen eine grössere Wirkungsfläche dargeboten, und andererseits eine rasche Aufsaugung der in den Aleuronzellen enthaltenen Reservestoffe auf relativ frühen Stadien der Keimung ermöglicht wird.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. I—IV.

Vergrösserung 650; nur Fig. 24—26 400.

Die fortlaufend numerirten Figuren wurden theils mittelst der Camera lucida, theils aus freier Hand entworfen. Die mit einem Sternchen bezeichneten Figuren beziehen sich auf Fruchtquerschnitte.

Taf. I—III.

Fig. 1—21. *Secale cereale.*

*Fig. 1. Peripherischer Theil des Endosperms nach längerer Quellung in Wasser, *st* Stärkezellen, *al* Aleuronzellen, *z* Zwischensubstanz, *n* Nucellarschicht.

* „ 2. Scheidewand benachbarter Aleuronzellen mit Kali behandelt.

„ 3. Aleuronzellen in der Flächenansicht; die Schnittfläche verläuft dicht unter den Aussenwandungen. Nach der Behandlung mit Wasser.

„ 4. Dickere Scheidewände in der Flächenansicht betrachteter, an der inneren Seite durch den Schnitt geöffneter Aleuronzellen. Wasserpräparat.

„ 5. Geschlossene Aleuronzellen mit deutlich collenchymatischen Membranen; in der Flächenansicht. Wasserpräparat.

„ 6. Flächenansicht der Aleuronschicht; lufttrocken in Alkohol.

„ 7. Freigelegte Scheidewände der Aleuronzellen nach längerer Einwirkung von Wasser.

„ 8.—11. Successive Quellungsstadien freigelegter Scheidewände bei fortdauernder Einwirkung von Kali.

„ 12. Mittelst Jodschwefelsäure dargestellte Verbindungsfäden; die Aleuronzellen bieten sich in der Flächenansicht dar.

„ 13. In Wasser aufgequollene Stärkezellen.

„ 14.—21. Resorption der Verdickungsmasse bei Aleuronzellen bei der Keimung. Vergl. Text, p. 28 ff.

Taf. III.

Fig. 22—23. *Triticum vulgare.*

*Fig. 22. Scheidewand benachbarter Aleuronzellen, *w* weiche, *d* dichte Lamelle (Grenzhäutchen) der Aussenwände peripherischer Stärkezellen; *p* protoplasmatische Schicht.

*Fig. 23. Mittelst Jodschwefelsäure dargestellte Verbindungsfäden, in diesen sind bei * tropfenartige Ausscheidungen sichtbar.

Taf. III—IV.

Fig. 24—32. *Avena sativa.*

*Fig. 24.—26. Aleuron- und Stärkezellen, mit concentrirtem Glycerin behandelt.

* „ 27.—32. Aufeinanderfolgende Quellungszustände der Membranen der Stärkezellen bei andauernder Einwirkung von Wasser.

Taf. IV.

Fig. 33—35. *Zea Mays.*

*Fig. 33. Aleuron- und Stärkezellen; nach der Quellung in Wasser.

* „ 34. Nach der Behandlung mit Kali.

„ 35*a*. In freigelegten Scheidewänden mittelst Jodschwefelsäure dargestellte Verbindungsfäden.

„ 35*b*. Ein etwas späterer Zustand, kurz vor gänzlicher Auflösung der Membranen.

Fig. 36—37. *Hordeum vulgare.*

*Fig. 36.—37. Aleuronzellen in ein- und mehrschichtiger Lage, *st* Stärkezellen. Wasserpräparat.